

SÉRIE A N° 3223

N° D'ORDRE

4095

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ROBERT DELAVAUT

1^{re} THÈSE. — DÉVELOPPEMENT, CROISSANCE ET FONCTIONNEMENT DES
GLANDES GÉNITALES CHEZ LES NÉMATODES LIBRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 Juin 1957 devant la Commission d'examen.

M^{lle} COUSIN, *Président.*

MM. DRACH

COUTEAUX

NIGON, *Invité.*

} *Examineurs.*

PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

—
1959

SÉRIE A N° 3223

N° D'ORDRE

4095

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

ROBERT DELAVAUT

1^{re} THÈSE. — DÉVELOPPEMENT, CROISSANCE ET FONCTIONNEMENT DES
GLANDES GÉNITALES CHEZ LES NÉMATODES LIBRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 Juin 1957 devant la Commission d'examen.

M^{lle} COUSIN, *Président.*

MM. DRACH
COUTEAUX } *Examineurs.*
NIGON, *Invité.*



PARIS

CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

13, QUAI ANATOLE-FRANCE, 13

1959

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. J. PÉRÈS.

PROFESSEURS

G. JULIA.....	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	JUNG	T Pétrographie.
E. DARMOIS.....	T Enseignement de Physique.	TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.
FOCH	T Mécanique physique et expérimentale.	WIEMANN	T Chimie organique structurale.
PAUTHENIER.....	T Électrotechnique générale.	JACQUINOT	T Spectroscopie et Physique Céleste.
DE BROGLIE.....	T Théories physiques.	VASSY	Physique de l'atmosphère.
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparées.	DESTOUCHES	Théories physiques.
GARNIER	T Géométrie supérieure.	M. PRUVOST	T Géologie.
PÉRÈS	T Mécanique des fluides et applications.	AMIEL	T Chimie (P. C. B.).
LAUGIER	T Physiologie générale.	HOCART	T Minéralogie.
M. CURIE.....	T Physique (P. C. B.).	J. P. MATHIEU.....	T Physique (P. C. B.).
BARRABÉ	T Géologie structurale et Géologie appliquée.	COUTEAUX	T Biologie animale (P. C. B.).
G. DARMOIS.....	T Calcul des probabilités et Physique mathématique.	MAY	T Biologie animale (P. C. B.).
J. BOURCART.....	T Géographie physique et Géologie dynamique.	CHOQUET	T Calcul différentiel et intégral.
PLANTÉFOL	T Botanique.	FELDMANN	T Biologie (P. C. B.).
GRASSÉ	T Évolution des êtres organisés.	GUINIER	T Physique (P. C. B.).
PRÉVOST	T Chimie organique.	JOST	T Biologie (P. C. B.).
BOULIGAND	T Application de l'analyse à la Géométrie.	FORTET	T Calcul des probabilités.
CHAUDRON	T Chimie appliquée.	SCHWARTZ	T Méthode mathématique de la Physique.
WYART	T Minéralogie.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
TEISSIER	T Zoologie.	MALAVARD	T Aviation.
MANGENOT.....	T Biologie Végétale.	BRELOT	T Calcul différentiel.
P. AUGER.....	T Physique quantique et Relativité.	NORMANT	T Chimie (P. C. B.).
MONNIER	T Physiologie des fonctions.	BÉNARD	T Chimie (P. C. B.).
PIVETEAU	T Géologie.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	DUGUE	T Statistiques mathématiques.
H. CARTAN.....	T Mathématiques (E. N. S.).	GÉLOSO	T Chimie (S. P. C. N.).
LAFFITTE	T Chimie générale.	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
FAVARD	T Mécanique générale.	ULRICH	T Physiologie végétale.
COULOMB	T Physique du Globe.	MARÉCHAL	T Optique théorique et appliquée.
M ^{lle} COUSIN.....	T Biologie animale (S. P. C. N.).	KIRRMANN	T Théories chimiques.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	CHADEFAUD	T Botanique.
P. DRACH.....	T Zoologie.	DESTRIAU	Physique (M. P. C.).
KASTLER	T Physique.	M ^{lle} LE BRETON.....	Physiologie générale.
ÉPHRUSSI	T Génétique.	SALEM	Mathématiques générales.
WURMSER	T Biologie Physico-chimique.	LFLONG	T Mathématiques générales.
RIVIÈRE	T Géologie (S. P. C. N.).	DEVILLERS	Anatomie et Histologie comparées.
GAUTHERET	T Biologie végétale (P. C. B.).	EHRESMANN	T Topologie Algébrique.
LUCAS	T Recherches physiques.	FRANÇON	Physique (M. P. C.).
A. THOMAS.....	T Biologie cellulaire.	GLANGEAUD	T Géographie Physique et Géologie dynamique.
ARNULF	T Optique appliquée.	GODEMENT	T Mathématiques (M. P. C.).
M. MORAND.....	T Physique.	PISOT	T Calcul des Probabilités.
SOLEILLET	T Physique.	ROCHE E.....	Géologie.
FORTIER	T Mécanique expér. des fluides.	SCHATZMANN	Astrophysique.
DANJON	T Astronomie.	TERMIER	T Paléontologie stratigraph.
FROMAGEOT.....	T Chimie biologique.	ZAMANSKY	T Mathématiques générales.
LAPORTE	T Physique générale et radio-activité.	JOLIOT	T Physique Nucléaire et radio-activité.
JANET	T Mécanique analytique et Mécanique céleste.	LENNUIER	Physique (P. C. B.).
PETIT	T Biologie maritime.	RIZET	Génétique.
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	M ^{me} TONNELAT.....	Théories physiques.
GALLIEN	T Embryologie.	DIXMIER	Mathématiques (M. P. C.).
EICHORN	T Biologie végétale (P. C. B.).	SOUCHAY	Chimie (P. C. B.).
DE CUGNAC.....	T Biologie Végétale (P. C. B.).	AIGRAIN	Physique (P. C. B.).
M ^{lle} CAUCHOIS.....	T Chimie physique.	BRUSSET	Chimie (P. C. B.).
THELLIER	T Physique du Globe.	M. LÉVY.....	Physique théorique.
L'HÉRITIER	T Génétique.	LENORMANT	Physiologie.
GRIVET	T Radioélectrité.	M ^{me} CHAIX.....	Chimie biologique.
PONCIN	T Mécanique des fluides.	M ^{me} HUREL-PY.....	Biologie végétale (P. C. B.).
THIRY	T Mécanique appliquée.	PIAUX	Chimie (P. C. B.).
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	BRUN	Mécanique expérimentale des fluides.
QUELET	T Chimie organique.	LEDERER	Chimie biologique.
CAGNIARD	T Géophysique appliquée.	M ^{me} DUBREIL.....	Mathématiques.
CHAMPETIER	T Chimie macromoléculaire.	M ^{me} LELONG.....	Mathématiques (E. N. S.).
CUVILLIER	T Géologie structurale et Géologie Appliquée.	BELLAIR	Géologie (S. P. C. N.).
		COTTE	T Physique (M. P. C.).
		DUBOIS J. E.....	Chimie.
		LAMOTTE	Zoologie.
		LE ROLLAND.....	Mécanique des fluides.
		MICHEL	Chimie (P. C. B.).

Secrétaire général..... Ch. MONIER.

DÉVELOPPEMENT, CROISSANCE ET FONCTIONNEMENT DES GLANDES GÉNITALES CHEZ LES NÉMATODES LIBRES

PAR

ROBERT DELAVAUT

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	110
PLAN GÉNÉRAL.....	113
Chapitre I. — MATÉRIEL — TECHNIQUES ET MÉTHODES.....	113
1. — Description du matériel.....	113
a. Les espèces étudiées.....	113
b. Anatomie des appareils génitaux.....	116
c. Les élevages.....	120
2. — Techniques.....	120
Confection des coupes.....	121
3. — Méthodes de recherche.....	123
Critiques.....	125
Chapitre II. — LA MORPHOGENÈSE DES GONADES.....	123
Développement des glandes génitales — Représentation graphique.....	127
I. — Le développement des gonades dans l'espèce gonochorique.....	129
1. Testicule.....	129
2. Ovaires.....	131
3. Comparaison.....	135
II. — Développement des ovotestis dans l'espèce hermaphrodite.....	135
Chapitre III. — LA CROISSANCE DES GONADES.....	137
I. — La croissance relative des gonades.....	138
A. — Croissance synchrone des glandes génitales paires.....	138
1. Ovaires.....	139
2. Ovotestis.....	141
B. — Croissance des gonades et croissance du corps.....	141
1. Testicule.....	142
2. Ovaires.....	142
3. Comparaison.....	142
4. Ovotestis.....	147

II. — La croissance des gonades et l'augmentation du nombre de leurs cellules	147
A. — Étude chronologique	147
B. — Corrélations entre la taille et le nombre des cellules	151
Chapitre IV. — LA DISTRIBUTION DES CELLULES GERMINALES	155
Cytologie des structures nucléaires	156
I. — La succession des stades nucléaires	158
A. — Étude préliminaire.	159
B. — Distribution des cellules dans le germigène et le vitellogène	161
C. — Distribution des cellules au cours de la prophase méiotique	164
II. — Étude d'un ovotestis anormal	171
Chapitre V. — L'HERMAPHRODISME CHEZ <i>Caenorhabditis elegans</i>	173
I. — La croissance des cellules germinales dans les gonades adultes.	174
A. — Chez les hermaphrodites.	174
B. — Chez les mâles.	180
C. — Comparaison.	182
II. — La croissance des cellules germinales pendant l'organogenèse.	184
A. — La crise de croissance affectant les gonies.	184
B. — La destinée sexuelle des gonies dans les ovotestis.	189
C. — Dynamisme de la gamétogenèse dans les ovotestis.	192
Chapitre VI. — DISCUSSION ET CONCLUSION.	195
I. — Développement et croissance des glandes génitales.	195
II. — Fonctionnement des gonades et orientation de la gamétogenèse dans les ovotestis.	197
RÉSUMÉ.	202
BIBLIOGRAPHIE.	205

INTRODUCTION

Le motif initial de ce travail est la recherche des signes les plus précoces témoignant du changement d'orientation du sexe des gonocytes au sein d'une gonade hermaphrodite. Cette étude succède à une série de recherches dont le compte rendu a été publié en 1952. Les difficultés pratiquement insurmontables rencontrées à cette époque pour résoudre le problème posé m'ont obligé à employer de nouvelles méthodes d'analyse.

Le matériel utilisé ici n'est pas différent de celui que j'avais primitivement choisi puisqu'il s'agit toujours de Nématodes libres.

Ces animaux, en particulier les Rhabditides, sont très favorables à l'étude des processus de la gamétogenèse. En effet ils présentent, d'une espèce à l'autre, une grande diversité dans les formes de leur reproduction ; leurs glandes génitales ont une structure des plus simples

(CHITWOOD, 1950), et au sein de celles-ci on observe la totalité des cellules en place ; elles sont distribuées dans un ordre chronologique et toutes les étapes de la gamétogenèse y sont visibles (NIGON, 1949).

La topographie des gonades apparaît entièrement accomplie quand les animaux atteignent leur maturité. Cette topographie renseigne sur l'évolution que subit chacune des cellules non encore mûre ; on peut estimer, en effet, qu'elles passent toutes par chacune des étapes que l'observation des gonades entières permet de déceler. La distribution si particulière des cellules sexuelles peut donc être mise à profit pour étudier le fonctionnement des glandes génitales. Cette idée a d'ailleurs déjà été exploitée par JOLY (1945), à propos de l'ovaire des Dytiscides. En effet, chez les Insectes, on trouve dans les ovarioles, du moins au niveau des ovocytes les plus âgés, une disposition de ceux-ci analogue à celle des mêmes cellules dans les gonades des Nématodes.

Cependant la topographie des glandes mûres n'informe absolument pas sur l'évolution des cellules sexuelles au cours de l'organogenèse. Ainsi, dans les gonades des Nématodes adultes appartenant à une espèce hermaphrodite protandrique, c'est le plus souvent l'ovogenèse seule qu'on observe (NIGON et BRUN, 1955). Chez ces adultes, la spermatogenèse est généralement achevée et la simple distribution des ovogonies et des ovocytes ne peut évidemment renseigner sur la spermatogenèse qui a précédé.

Si des signes évidents du changement d'orientation du sexe des gonocytes peuvent être décelés, on ne peut donc espérer les trouver qu'en étudiant l'évolution des gonocytes au cours de la genèse des gonades hermaphrodites. J'ai entrepris cette recherche en utilisant des méthodes biométriques sur lesquelles je fournirai sans tarder des informations.

Mais très rapidement il s'est avéré que l'étude des hermaphrodites seuls était insuffisante. En effet, si les résultats finalement obtenus font apparaître des différences entre l'évolution d'un groupe de gonocytes et celle d'un autre groupe, il est cependant difficile d'affirmer sans réserves que ces différences traduisent réellement le renversement du sexe d'un groupe par rapport à l'autre. On ne pourra prendre une position ferme à l'égard de cette interprétation qu'en comparant ces résultats à ceux que fournit une analyse identique portant sur des gonades où le sexe, le plus généralement, ne subit aucune inversion. J'ai donc étudié aussi une espèce gonochorique.

Ce travail comporte également une partie consacrée au développement et à la croissance des glandes génitales. Ces phénomènes sont encore mal connus chez les Nématodes ; comme l'occasion se présentait d'en faire une étude plus approfondie, je n'ai pas hésité à l'entreprendre.

On peut s'étonner que des recherches de l'ordre de celles que j'ai poursuivies sur ce matériel n'aient pas été faites plus tôt ; il semble que la raison majeure de cette lacune soit motivée par les difficultés attachées à la manipulation des Nématodes libres. Ceux-ci sont, en effet, le plus souvent de faible taille ; leur longueur n'excède que rarement 2 mm quand ils atteignent l'âge adulte. Une étude de la genèse des glandes génitales et de l'évolution des cellules germinales exige l'examen de très jeunes larves ; de ce fait, la mise au point des techniques nécessaires à une analyse quantitative est très longue. Les méthodes biométriques elles-mêmes imposent un nombre considérable de mesures et de calculs dont la succession peut paraître fastidieuse. Enfin, les faibles dimensions de la plupart des cellules sexuelles chez les Nématodes libres obligent à beaucoup de prudence dans l'interprétation de certains résultats.

Je pense, malgré ces difficultés, avoir mené ce travail à son terme ; les résultats obtenus m'ont, de toute manière, amplement dédommagé des servitudes qu'avait entraîné mon choix.

J'ai bénéficié de la direction vigilante de M. le Professeur NIGON qui, malgré son éloignement, n'a cessé de me prodiguer sans relâche ses conseils, de m'envoyer ses encouragements et de me formuler ses pertinentes critiques. Je souhaite que ce mémoire lui apporte le témoignage de ma gratitude.

Mlle COUSIN, Professeur à la Sorbonne, a mis à ma disposition tout ce qui était nécessaire à la poursuite de mes recherches ; je lui en suis très obligé, et j'ajoute avoir été très sensible à l'honneur qu'elle m'a fait en présidant le Jury devant lequel ce travail a été soutenu.

J'ai beaucoup apprécié l'attention que M. le Professeur COUTEAUX a portée sur mes efforts, en particulier lors de mes premières recherches de Cytologie. Je conserve aussi le meilleur souvenir des accueils toujours chaleureux que M. le Professeur PRENANT me réservait quand je venais lui demander conseil.

Je remercie vivement M. le Professeur DRACH de ses suggestions, en particulier à propos de ma seconde thèse.

Je n'oublie pas M. DURAND, Chef de Travaux au S.P.C.N., avec qui j'ai eu de nombreux échanges de vue, non plus que tous ceux qui, par leur aide ont allégé ma tâche, en particulier le personnel du Laboratoire de M^{lle} COUSIN.

PLAN GÉNÉRAL.

J'expose d'abord ce qui concerne la morphologie des espèces et l'anatomie des appareils génitaux. On comprendra mieux ainsi pourquoi, en utilisant ces animaux, il devenait possible d'adopter les techniques et méthodes que je décris à la fin du premier chapitre.

Je poursuis ensuite mon exposé dans quatre chapitres successifs, de telle manière que le développement et la croissance des glandes génitales soient connus avant d'aborder plus particulièrement leur fonctionnement et par conséquent de savoir ensuite comment s'effectue le changement de sexe dans les gonades hermaphrodites.

Le dernier chapitre est réservé à la discussion générale des résultats et aux conclusions qui s'y rapportent.

CHAPITRE I.

MATÉRIEL — TECHNIQUES ET MÉTHODES

1. — Description du matériel.

a. — LES ESPÈCES ÉTUDIÉES.

Deux espèces sont utilisées dans ce travail ; elles appartiennent toutes deux au genre *Rhabditis* sensu lato. L'une : *Rhabditis maupasi* Caullery, Seurat 1919, est gonochorique ; l'autre : *Caenorhabditis elegans* (syn. *Rhabditis elegans*) Maupas 1900, comporte des individus dont la presque totalité est représentée par des hermaphrodites protandres ; quelques mâles apparaissent épisodiquement ; cette espèce est décrite à nouveau par NIGON (1949).

La détermination de l'espèce gonochorique m'a demandé beaucoup de temps et de travail en raison des caractères souvent très proches des espèces voisines ; une description de cette espèce paraît donc nécessaire.

Rhabditis maupasi se trouve fréquemment sous forme larvaire, vivant en commensal ou peut-être en parasite dans le Ver de terre. Les larves qui sont à l'origine de mes élevages proviennent d'un Lombric prélevé dans un terreau de jardin de Breuil-le-Vert (Oise).

J'ai obtenu les premiers adultes en plaçant les jeunes larves sur le milieu nutritif gélosé utilisé par NIGON (1949). J'ai pu étudier commodément l'anatomie des animaux vivants en les observant dans une solution épaisse de Methocel qui ralentissait leurs mouvements.

Les femelles adultes mesurent de 1.300 à 1.500 μ et la plus grande largeur de leur corps atteint environ 100 μ . La région céphalique est courte et trapue, les lèvres sont basses : elles ont une hauteur de 4 à 5 μ ; elles sont au nombre de six et sont pourvues chacune de deux petites papilles. La cavité buccale atteint une longueur de 13 à 15 μ et sa largeur est le plus souvent de 5 à 6 μ (fig. 1). Les différentes parties de l'œsophage ont à peu près la même longueur, soit 50 μ en moyenne ; la distinction entre le *procorpus* et le *metacorus* est difficile à faire car ces deux régions ont sensiblement la même largeur ; par contre l'*isthme* et le *bulbe* — ce dernier fortement bombé — sont bien visibles. La longueur totale de l'œsophage varie de 180 à 200 μ (fig. 2).

La distance séparant l'extrémité céphalique de l'orifice génital représente environ 52 % de la longueur totale du corps. La région caudale, de l'orifice anal à l'extrémité postérieure, mesure en moyenne 120 μ ; elle se termine par une partie effilée représentant environ le tiers de sa longueur totale (fig. 3).

Les mâles sont toujours plus courts et plus étroits que les femelles ; à l'âge adulte, ils mesurent de 1.000 à 1.200 μ . Leur œsophage atteint environ 150 μ ; la forme de cet organe est analogue à celle observée chez les femelles (fig. 4). La région caudale est entourée d'une *bursa* et porte un prolongement très fin dont la longueur n'excède jamais 20 μ . La bursa est de forme ovoïde, sa longueur est de 100 à 120 μ , elle atteint 70 μ environ dans sa plus grande largeur ; elle est garnie de neuf paires de papilles bien visibles. Les spicules sont séparés et robustes ; leur longueur atteint en moyenne 70 à 80 μ (fig. 5 et 6). Il est toujours difficile de voir correctement le gubernaculum.

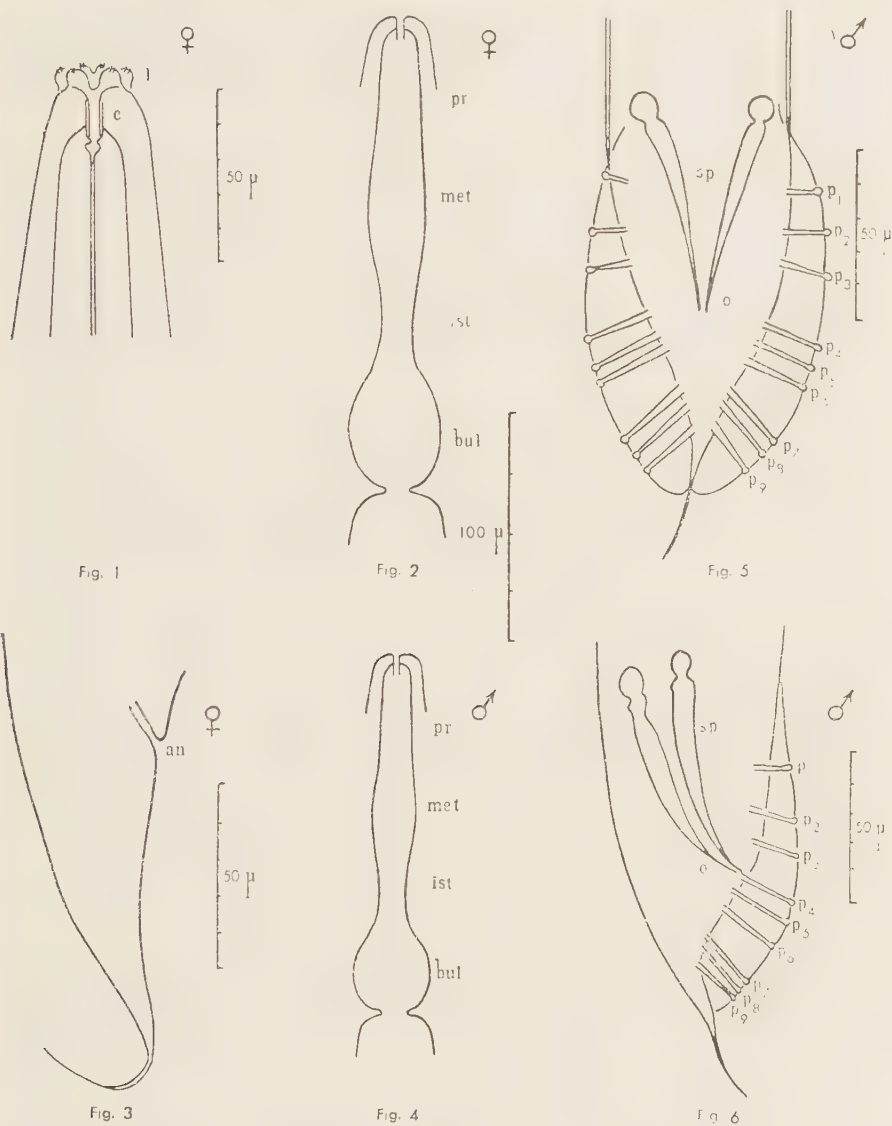


FIG. 1 à 6. — *Rhabditis maupasi*.

FIG. 1. — *l.* lèvres; *c.* cavité buccale. — FIG. 2 et 4. — *pr.* procervix; *met.* métacervix; *ist.* isthme; *bul.* bulbe. — FIG. 3. — *an.* orifice anal. — FIG. 5 et 6. — *sp.* spicules; *p₁-p₉*, papilles; *o.* emplacement de l'orifice cloacal.

Cette espèce, d'abord confondue avec *Rhabditis pellio* Schneider 1866, possède des mâles du type *leptodérien*, alors que *Rh. pellio* montre des mâles du type *pélodérien* (JOHNSON, 1913). Décrite par BÜRSCHLI (1873), elle est nommée *Rhabditis johnsoni* par MICOLETZKY (1922) et *Rhabditis leptodera* par HERTWIG (1922); W. SCHNEIDER (1939) la désigne sous le nom de *Rhabditis maupasi*. OSCHE (1952)

l'incorpore dans le sous-genre *Choriorhabditis*. REITER (1928) y distingue deux formes, l'une étant plus élancée que l'autre (« schlanke form » et « plumpe form ») ; suivant REITER la forme grêle possède des femelles dont la queue est plus longue et plus fine que la queue conique de la forme « lourde ». Il est vraisemblable que l'espèce étudiée ici correspond à la forme grêle.

La confusion de cette espèce peut être faite avec d'autres Nématodes qu'on rencontre aussi chez le Ver de terre. VÖLK (1951) en fournit une liste comportant une quinzaine d'espèces appartenant, entre autres, aux genres *Rhabditis* et *Diplogaster* ; les plus fréquemment rencontrées sont, d'après WESSING (1953) : *Rh. pellio*, *Rh. maupasi*, *Rh. longicauda* Bütschli 1873 et *Rh. anomala* Hertwig 1922 ; VÖLK y ajoute *Rh. aspera* Bütschli 1873. C'est avec cette dernière espèce que la confusion peut être faite le plus aisément ; cependant, alors que *Rh. maupasi* se rencontre dans une proportion de 21 % chez *Lumbricus terrestris* et de 25 % chez *Eisenia rosea*, *Rh. aspera* ne s'y trouve qu'assez rarement (VÖLK, 1951). En outre, dans cette dernière espèce, les spicules du mâle ne dépassent jamais une longueur de 60 μ ; ceux des mâles de *Rh. maupasi* au contraire n'ont jamais une taille inférieure à 70 μ ; cette différence est la plus significative pour distinguer les deux espèces l'une de l'autre. Il en existe aussi une autre qui apparaît quand on compare la position de l'orifice génital chez les femelles ; chez *Rh. aspera* elle est plus antérieure que chez *Rh. maupasi* : 49 % contre 52-53 %.

b. — ANATOMIE DES APPAREILS GÉNITAUX.

Le plus généralement, chez les *Rhabditis* gonochoriques, les femelles ont deux ovaires et un double conduit génital alors que les mâles n'ont qu'un testicule et une seule voie efférente. Chez les espèces hermaphrodites, la plupart des individus possèdent deux *ovotestis* et les mâles qu'on rencontre plus ou moins rarement n'ont, comme les mâles des espèces gonochoriques, qu'une seule glande génitale.

— Les appareils génitaux de *Rhabditis maupasi* :

Dans l'un et l'autre sexe les appareils génitaux sont tubulaires. Chaque tube génital comporte deux parties : la première contient les cellules germinales dont l'ensemble constitue la gonade proprement dite ; celle qui lui succède forme le conduit génital.

Chez les femelles adultes, les deux tubes génitaux sont sensiblement symétriques par rapport à un plan qui couperait le corps transversalement en son milieu (fig. 7). Les cellules sexuelles effectuent leur évolution dans la partie ovarienne de chacun des tubes génitaux ; celle-ci comporte initialement un cul-de-sac auquel fait immédiatement suite une assez courte région où se multiplient les ovogonies, c'est le *germigène* ; les ovocytes en cours de prophase méiotique sont contenus dans la portion la plus longue du tube ovarien, on l'appelle le *vitellogène* ; cette portion

présente un recourbement « en crosse ». Dans la partie terminale du vitellogène les ovocytes se disposent en file les uns à la suite des autres (fig. 8). Les deux culs-de-sac se font le plus souvent vis-à-vis (fig. 7) ; ils peuvent parfois chevaucher légèrement l'un sur l'autre. La courbure du tube ovarien antérieur a sa partie convexe tournée vers la région céphalique, celle du tube ovarien postérieur est dirigée vers la région caudale (fig. 7). La paroi de la région ovarienne du tube génital est très mince ; elle est constituée par un épithélium de type pavimenteux. les grosses cellules qui le forment ont chacune un énorme noyau pourvu d'un gros nucléole.

Chez les adultes, chaque tube ovarien est complètement rempli de cellules sexuelles ; chez les jeunes animaux, au contraire, une portion plus ou moins longue du tube n'en contient pas encore.

Chaque conduit génital débute par une région où s'effectue la fécondation des œufs, on lui donne le nom d'oviducte ; on reconnaît aisément cet oviducte en observant les cellules qui constituent sa paroi, elles sont d'assez faible taille, beaucoup plus petites que celles de la paroi ovarienne ; en outre, leur disposition évoque celle de « lames de parquet » (fig. 9).

A chaque oviducte fait suite un « utérus » où l'on observe l'accumulation d'un plus ou moins grand nombre d'œufs qui commencent leur développement (fig. 10). Les utérus se joignent dans leur partie terminale et le conduit impair qui résulte de cette jonction est un court vagin aboutissant à l'orifice de ponte bordé extérieurement par une vulve (fig. 10).

Chez les mâles adultes (fig. 11), le cul-de-sac testiculaire est en général contenu dans une région voisine du milieu du corps. Le tube génital possède une courbure dont la convexité est toujours tournée vers la partie céphalique de l'animal. La progression des cellules germinales se fait, comme dans chacun des tubes ovariens, du cul-de-sac vers la région opposée où mûrissent les spermatozoïdes. Ceux-ci s'accumulent dans un canal déférent communiquant avec une poche cloacale à la base de laquelle sont placés les spicules ; le cloaque s'ouvre dans la région caudale. La paroi du tube testiculaire est de même nature que celle des tubes ovariens.

— Les appareils génitaux de *Caenorhabditis elegans* :

Les travaux de MAUPAS (1900) et de NIGON (1949) en fournissent la description ; je signalerai donc simplement une différence qui m'est apparue après avoir étudié l'organisation interne des gonades dans

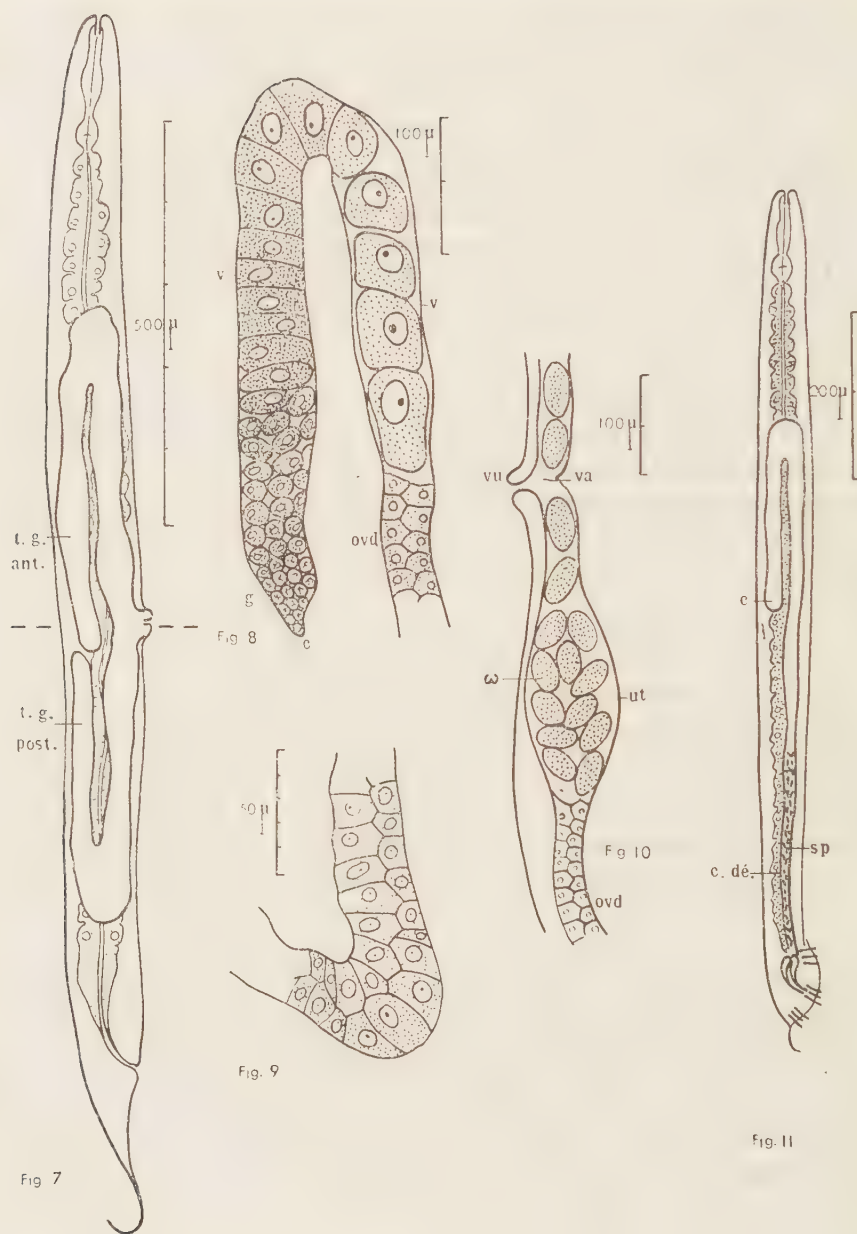


FIG. 7 à 11. — Les appareils génitaux chez *Rhabditis maupasi*.

FIG. 7. — t. g. ant. tube génital antérieur ; t. g. post. tube génital postérieur. — FIG. 8. — g. germigène ; c. cul de sac ; v. vitellogène ; ovd. oviducte. — FIG. 9. — détail de l'oviducte. — FIG. 10. — ovd. oviducte ; ut. utérus ; o. œufs ; va. vagin ; vu. vulve. — FIG. 11. — c. cul de sac du testicule ; c. dé. canal déférent ; sp. spermatozoïdes.

les deux espèces utilisées ici. Il n'est pas inutile de faire connaître cette différence car elle résulte de la présence ou de l'absence d'un élément anatomique dont on doit tenir compte, dans une certaine mesure, au cours de ce travail.

Cet élément qu'on a coutume de nommer le *rachis* est représenté, chez certains Nématodes, par une formation axiale interne de la glande génitale ; autour d'elle se disposent les cellules sexuelles alors qu'elles accomplissent certaines étapes de leur évolution. Un exemple particulièrement net de rachis est fourni par l'examen de coupes transversales d'ovaires chez l'*Ascaris* : les ovocytes se placent tout autour du rachis de telle manière que sur ces coupes cette disposition évoque des « quartiers de tarte ».



FIG. 12. — *Caenorhabditis elegans*, hermaphrodite.
Coupe transversale montrant une section du rachis. (Sublimé acétique ; Hématoxyline).

Le rachis n'existe avec certitude que dans les ovotestis de *Caenorhabditis elegans* ; un grand nombre de coupes transversales sériées de ces organes montrent les cellules germinales disposées sur une seule rangée, « en couronne », autour d'un territoire central dépourvu, semble-t-il, de noyaux (fig. 12). Ces coupes fournissent les sections successives du rachis central autour duquel, quand la gonade est entière, les cellules sexuelles forment une sorte de gaine entourant ce rachis de bout en

bout. L'observation d'une formation de cette nature dans le testicule des mâles de l'espèce hermaphrodite demeure toujours très difficile ; son existence est donc très problématique. Dans l'éventualité de sa présence, il reste malgré tout que ses dimensions ne sauraient jamais atteindre celles du rachis des ovotestis.

A propos des glandes génitales de *Rhabditis maupasi*, on peut affirmer sans aucune réserve que le rachis est absent aussi bien dans les ovaires que dans le testicule.

c. — LES ÉLEVAGES.

Les animaux s'élèvent aisément au laboratoire sur milieu gélosé standard (NIGON, 1949). Les conditions homogènes réalisées dans ce milieu ainsi que les températures très régulières qu'on peut obtenir en chambres conditionnées permettent d'entretenir constamment des élevages au cours desquels la durée des cycles séparant deux générations successives est très constante.

Le plus généralement, j'ai procédé à des repiquages quotidiens des géniteurs afin de contrôler l'âge de leurs descendants. Les hermaphrodites étant autoféconds, il suffit de les élever isolément ; ceux-ci, ainsi que les couples de l'espèce gonochorique, sont toujours maintenus pendant 24 heures à la température de 20° C ; les œufs sont ensuite portés dans un compartiment où la température est de 13° C ; l'éclosion s'y effectue et le développement s'y poursuit. Celui-ci, chez les deux espèces étudiées ici, se déroule jusqu'à la maturité sexuelle, en 6 à 7 jours.

Une légère difficulté accompagne les élevages des couples constitués par les individus de l'espèce gonochorique. En effet, les animaux fuient très fréquemment la goutte de gélose sur laquelle on les place et se dessèchent sur la lame de verre. Si l'on veut exercer des contrôles rigoureux sur le nombre des descendants, il est recommandé d'utiliser, de préférence aux lames de verre, des petites boîtes de Pétri de 3 à 4 cm de diamètre et de 1 à 1,5 cm de hauteur. Si l'on se préoccupe simplement de conserver des élevages pour y prélever régulièrement un nombre quelconque d'individus, un lot quotidien de 10 lames de verre suffit.

2. — Techniques.

La préparation des échantillons de faible taille exige l'usage de techniques délicates auxquelles chaque chercheur apporte sa part d'originalité (MULVEY, 1955 ; DIAS, 1956).

Pour étudier la gamétogenèse chez les Nématodes libres, NIGON

(1949) avait réalisé des « frottis » dont la rapidité d'exécution constitue un sérieux avantage sur les procédés de confection de coupes. Les préparations obtenues permettent une excellente observation des structures de la chromatine après coloration par la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck. Cependant elles ne fournissent pas, pour un même animal, la possibilité d'étudier à la fois les deux glandes génitales quand celui-ci en est pourvu. En outre, la technique de NIGON ne procure pas toujours une préparation intacte de la gonade examinée ; celle-ci peut être accidentellement déchirée et la distribution des cellules sexuelles n'est pas rigoureusement conservée ; enfin les frottis provoquent un écrasement des cellules, préjudiciable aux mesures de leurs dimensions.

Le travail biométrique auquel je me suis livré exigeant un maximum de sécurité, j'ai dû reprendre une méthode de confection de coupes ; celle-ci n'élimine évidemment pas tous les risques, en particulier ceux d'une altération des dimensions cellulaires (LE BRETON et SCHAEFFER, 1923). On peut cependant supposer, en raison des très faibles tailles des animaux, qu'au cours des diverses manipulations, l'influence des traitements s'exercera de façon assez homogène sur toutes les cellules de la gonade chez un même individu. Pour obtenir le maximum de garanties, j'ai d'ailleurs constamment utilisé le même fixateur et tous les animaux ont subi des traitements identiques.

La réalisation des coupes s'est avérée longue et difficile ; en effet, si l'étude cytologique de la gamétogenèse peut être poursuivie sur des coupes longitudinales relativement faciles à confectionner (DELAVALT, 1952), l'analyse quantitative de l'évolution des cellules germinales, telle qu'elle est conduite dans ce travail, exige qu'on suive sur *coupes sériées* une même gonade dans sa totalité.

Cette analyse ne peut être faite qu'en utilisant des *coupes transversales* intéressant le corps d'un même individu, d'une extrémité à l'autre ; on met ainsi à profit la disposition des glandes génitales qui sont pratiquement parallèles à l'axe médian du corps.

Confection des coupes.

Sous la loupe binoculaire, les animaux sont prélevés un à un dans leur milieu d'élevage ; on utilise à cet effet un fragment pointu de lame de rasoir monté sur un mandrin. Chaque animal est porté rapidement dans une solution de Ringer contenue dans un godet de verre.

Quand une quinzaine d'individus sont ainsi rassemblés, on aspire avec une pipette la presque totalité du liquide ; on n'en laisse que la quantité suffisante

pour éviter la dessiccation des animaux. Sans changer ceux-ci de godet, on envoie sur eux un jet de liquide fixateur et on en ajoute immédiatement après une quantité plus importante.

Le choix du fixateur doit être pris en considération. En effet, pour obtenir des coupes utilisables, il importe que les animaux soient tués en extension et qu'ils présentent une forme rectiligne. Certains mélanges fixateurs, le liquide de Helly par exemple, ne permettent pas de respecter cette condition ; le corps des animaux se courbe et il devient impossible de poursuivre les manipulations.

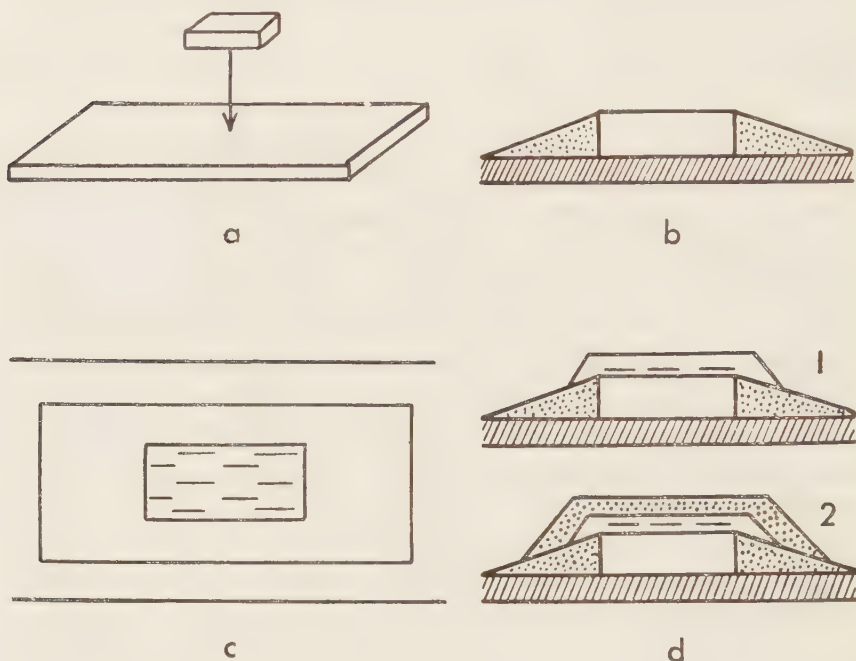


FIG. 13. — Méthode de double inclusion en vue des coupes transversales.

a. le bloc de foie de souris est placé sur la lame de verre ; b. on enrobe le bloc dans la gélose ; c. les animaux sont disposés parallèlement les uns aux autres à la surface du bloc ; d. on recouvre les animaux d'une couche d'albumine (1) ; on termine en coulant un peu de gélose (2).

Le meilleur fixateur qui m'ait permis de préparer correctement les animaux est le Sublimé acétique ; il convient en outre parfaitement à l'application de la coloration de Feulgen que j'ai constamment utilisée ; il est moins brutal que certains autres fixateurs fortement acides, ainsi les risques de rétraction des cellules sont-ils, malgré tout, réduits ; enfin la cuticule qui recouvre le corps des animaux n'empêche nullement sa complète pénétration.

Le temps de fixation ne doit pas excéder 10 minutes ; on procède à des lavages successifs à l'eau, puis à l'alcool iodé en utilisant une micropipette de faible diamètre afin de ne pas aspirer les animaux.

On réalise ensuite une double inclusion gélose-paraffine inspirée de la technique de Chatton (fig. 13). On place d'abord sur une lame de verre un petit parallélépipède découpé dans un organe dont le tissu est très homogène, du foie de Souris

par exemple (a) ; celui-ci a été fixé au préalable ; l'homogénéité de ce tissu facilitera, comme nous le verrons ultérieurement, les mensurations d'épaisseur des coupes. Les dimensions du bloc de foie ne doivent pas excéder $6 \times 4 \times 2$ mm. On prend bien soin de ne pas recouvrir la surface supérieure du bloc de foie car c'est elle qui va recevoir les animaux (b). Ceux-ci sont aspirés dans le godet de lavage et rejetés ensuite avec précaution sur le bloc.

Après avoir retiré l'excédent de liquide, on dispose les animaux parallèlement les uns aux autres avec une très fine baguette de verre (c). Une goutte d'albumine d'œuf en solution est alors coulée sur les animaux (d, schéma 1) ; on laisse ensuite coaguler lentement l'albumine à la chaleur de la lampe qui éclaire les manipulations. Lorsque la coagulation est achevée, les animaux apparaissent en relief à la surface du bloc de foie, complètement enrobés dans une fine pellicule d'albumine. On place finalement au-dessus d'eux une goutte de gélose qu'on laisse refroidir (d, schéma 2). Le matériel est dès cet instant prêt à subir les manipulations précédant l'inclusion dans la paraffine.

Il est recommandé de déshydrater, au début, de la manière suivante : dans l'alcool 70° on place la lame de verre portant la gélose, le bloc et les animaux ; on attend que la totalité de la gélose devienne blanche et opaque ; ce résultat est obtenu en général au bout d'une heure. A ce moment, on peut découper, dans la gélose qui a durci, un petit parallépipède tout autour du bloc de foie et le soumettre aux autres bains déshydratants. Les temps adoptés pour les séjours dans ces bains ont été, le plus souvent, les suivants :

Alcool 70° :	2	bains de 15 minutes	chacun.
Alcool 95° :	4	» 15 »	»
Alcool butylique :	1	heure au minimum.	

On peut prolonger le séjour dans l'alcool butylique pendant 12 heures et même davantage sans inconvénients. Le passage du bloc se fait directement de cet alcool dans la paraffine. On évite ainsi le durcissement consécutif au séjour dans un bain intermédiaire de toluène.

On doit compter, dans la paraffine, un minimum de 4 bains de 30 minutes chacun.

L'orientation au moment de confectionner les coupes se fait aisément en observant le bloc de foie au travers de la paraffine et de la gélose. On obtient d'excellentes coupes transversales sériées qu'on colle ensuite en utilisant de préférence l'eau albumineuse.

3. — Méthodes de recherche.

La genèse des glandes génitales et l'évolution des cellules germinales sont suivies sur des préparations obtenues avec des individus tués à des âges croissants, depuis le premier stade larvaire jusqu'à la maturité sexuelle. On ne peut donc étudier cette genèse et cette évolution chez une même série d'individus ; mais en estimant que d'un animal à l'autre les phénomènes que l'on se propose d'analyser suivent des modalités voisines, on peut assimiler un ensemble de résultats obtenus à partir

d'individus différents à ceux qu'on pourrait recueillir en travaillant toujours sur les mêmes échantillons. Ces résultats pourront être portés sur des graphiques dont la lecture permettra de suivre le « film » des phénomènes.

En appliquant cette méthode d'investigations, j'ai effectué des mesures et des calculs dont il convient maintenant d'exposer les principes.

— Mesure des diamètres nucléaires et calcul du *diamètre nucléaire moyen* :

Les diamètres des noyaux ont été mesurés avec un micromètre oculaire à tambour Nachet.

On mesure le diamètre individuel D des N noyaux que contient chaque coupe ; D représente une valeur moyenne établie sur 4 mesures pour chacun des noyaux. On calcule ensuite le *diamètre nucléaire moyen d* dans la totalité de la population en écrivant :

$$d = \frac{\sum D}{N}$$

— Calcul du *volume cellulaire moyen* :

Les glandes génitales étant de forme tubulaire, chaque section transversale de ces glandes peut être assimilée à un petit cylindre de surface de base S et de hauteur e.

On peut connaître le volume V de chacune de ces coupes :

$$V = S \cdot e$$

Si, par ailleurs, on compte le nombre N de cellules contenues dans chaque tranche, on obtiendra la valeur du *volume cellulaire moyen v* en calculant :

$$v = \frac{V}{N}$$

Il existe un procédé commode pour dénombrer les cellules dont les contours sont toujours indistincts ; il suffit de compter le nombre de noyaux.

Pratiquement, j'ai opéré comme suit :

La surface S n'étant en fait jamais circulaire, j'ai estimé sa valeur par pesée après avoir découpé sa projection — obtenue sur carton —

en utilisant une chambre claire. Chaque coupe est dessinée en faisant la mise au point sur le niveau moyen de la préparation.

La hauteur de chaque « cylindre » est fournie par l'épaisseur e de la coupe. Le dénombrement des noyaux est effectué en utilisant un quadrillage placé dans le tube oculaire du microscope.

La mesure de l'épaisseur des coupes demande quelques précautions :

En effet, les coupes confectionnées avec un microtome n'ont pas une épaisseur uniforme (GRAF, 1948 ; GLIMSTEDT et HAKANSSON, 1951) ; il convient donc de faire les mesures d'épaisseur sur les parties les plus homogènes des différentes coupes ; ayant utilisé du foie de Souris pour y placer les animaux, la texture de cet organe me fournissait les meilleures garanties. J'ai donc opéré les mises au point en observant le tissu hépatique au voisinage immédiat des sections des Nématodes. Enfin le jeu de la vis micrométrique doit être éliminé. J'ai calculé que le jeu de la vis du microscope avec lequel j'ai fait toutes mes mesures correspond à $1,8 \mu$; l'épaisseur des coupes se situant le plus souvent aux environs de 10μ , cette valeur est manifestement trop élevée pour être négligée. J'ai dû supprimer l'influence du jeu en faisant constamment tourner la vis dans le même sens pour obtenir les deux mises au point successives sur chacune des coupes.

Critiques.

Il importe de préciser que les variables définies antérieurement ne représentent que des valeurs calculées en effectuant des moyennes. Or, lorsqu'on effectue des calculs groupant un certain nombre d'individualités, il faut tenir compte du fait que les moyennes ne peuvent être établies qu'entre des éléments comparables. On suppose toujours, pour appliquer des méthodes de calcul de moyennes, que l'on est en présence d'une population homogène répartie au hasard avec des fréquences respectives distribuées suivant une loi de fréquence normale autour de la moyenne.

En réalité, dans ce travail, ces conditions ne se trouvent pour ainsi dire jamais respectées. Chaque cellule est différente de sa voisine, non par le fait d'une fluctuation, mais parce qu'elle se trouve le plus souvent à un stade d'évolution différent. Les calculs de moyennes ne sont donc légitimes que dans des zones très courtes, dans lesquelles l'observation permet de penser que toutes les cellules sont à des stades *assez voisins* pour qu'on soit en droit de considérer ces cellules comme formant une population homogène.

On peut admettre qu'il en est bien ainsi quand on utilise, comme j'en ai fait, des coupes de faible épaisseur.

En fait, il est impossible de procéder autrement, et cette impossibilité oblige à passer sur les erreurs qu'elle entraîne nécessairement.

CHAPITRE II.

LA MORPHOGENÈSE DES GONADES

La genèse des glandes génitales chez les Nématodes a été étudiée, entre autres, par LEUCKART (1865, *a*, *b* ; 1887), MECHNIKOV (1865), SEURAT (1920), VOGEL (1925), PAÏ (1928), ORTLEPP (1937). Elle est relativement simple chez les espèces appartenant au genre *Rhabditis* où la structure des appareils génitaux est sensiblement moins complexe que chez beaucoup d'autres Nématodes (SEURAT, 1918 ; CHITWOOD, 1950).

En 1899 MAUPAS décrit, un des premiers, le développement des gonades chez une espèce hermaphrodite : *Rhabditis caussaneli*. Les modalités du développement des ovotestis chez *Caenorhabditis elegans* sont exprimées pour la première fois avec quelque précision par HONDA (1925) ; les six stades que distingue cet auteur sont, à quelques détails près, comparables à ceux que décrit plus récemment WESSING (1953) chez une autre espèce hermaphrodite : *Rhabditis anomala*.

Outre la tentative faite par HONDA pour repérer des stades au cours de la genèse des ovotestis, son travail présente un double intérêt : d'une part, il y est rappelé, comme l'avait déjà suggéré MAUPAS, que le développement de ces deux gonades doit obéir, chez un même animal, à une certaine symétrie ; d'autre part, ce travail témoigne d'un des premiers essais entrepris pour rechercher les différences susceptibles de se manifester dans les modes de développement des gonades de deux sexes opposés. En effet, HONDA n'a pas borné sa recherche au seul développement des ovotestis, il a aussi étudié celui du testicule chez les rares mâles apparus dans ses élevages. Malheureusement les résultats qu'il fournit à ce propos sont loin d'atteindre la précision de ceux concernant les ovotestis ; en outre, aussi bien au sujet du développement des glandes

hermaphrodites que sur celui de l'organe mâle, aucune donnée numérique ne vient étayer les interprétations formulées.

Ainsi la connaissance de la genèse des glandes génitales chez les Nématodes apparaissait incomplète. De nouvelles investigations pouvaient permettre de préciser certaines lignes de recherche telles que celles exprimées, par exemple, dans le travail de HONDA. A cet égard, il m'a semblé que l'étude comparée du développement des gonades de sexes opposés devait porter de préférence sur une espèce gonochorique, plutôt que sur une espèce hermaphrodite où, malgré l'usage des élevages mixtes (NIGON, 1949), le nombre des mâles n'atteignant au maximum que 30 % de la totalité des individus, il devient difficile de travailler avec sécurité. Mes premières recherches portent donc sur *Rhabditis maupasi*, mais je n'ai pas pour autant renoncé à étudier le développement des ovotestis chez *Caenorhabditis elegans*, me réservant de comparer les résultats obtenus à leur sujet, à ceux précédemment acquis dans l'espèce à sexes séparés.

Développement des glandes génitales — Représentation graphique.

Cette représentation exige la connaissance de certains points de repère qui doivent être les mêmes *quel que soit le sexe de l'animal* ; ce sont : l'extrémité céphalique, le milieu du corps, l'extrémité caudale.

Puisqu'il est fait usage de coupes transversales, les extrémités céphalique et caudale se trouvent précisées sans difficultés par l'examen des premières coupes apparaissant dans une série, puis par celles des coupes terminant cette même série. Au cours de l'étude complète du même animal, l'addition des épaisseurs des coupes successives fournit l'estimation de la longueur totale du corps ; le milieu de celui-ci est ensuite déterminé très commodément. La connaissance de sa position est importante car on sait que chez les femelles et les hermaphrodites les glandes sexuelles sont situées de part et d'autre de la région où se trouve le conduit génital impair qui est au voisinage du milieu du corps.

On peut objecter naturellement qu'il eût été plus logique et plus rigoureux de choisir le niveau de l'orifice génital lui-même comme point de repère. Mais la vulve qui le borde n'apparaît qu'à la veille ou l'avant-veille de la maturité de l'animal ; en outre, quand elle est formée, il est pratiquement impossible de la localiser correctement sur coupes transversales. Enfin, chez les mâles, l'orifice génital est situé très postérieurement ; il fournirait donc un point de repère dont la position serait différente de celle qui serait fixée dans l'autre sexe et, dans ces

conditions, il deviendrait difficile d'établir commodément des comparaisons entre les différents graphiques.

J'ai donc adopté le mode de représentation graphique suivant (fig. 14, 15 et 16).

On place successivement sur un même axe horizontal oo' tous les points A, B, C, ... X, Y, Z, correspondant au milieu du corps chez des animaux d'âge croissant. Au-dessus et au-dessous de cet axe, en prenant chacun de ces points comme origine, on porte en regard d'une échelle placée en ordonnées, les longueurs : AA' , AA'' ; BB' , BB'' ; CC' , CC'' ; ... ZZ' , ZZ'' , exprimées en microns, de chacune des moitiés du corps. Les moitiés antérieures sont comptées au-dessus de oo' .

On étudie ensuite systématiquement pour chaque animal la série des coupes allant de l'extrémité céphalique à l'extrémité caudale. Pour chacun d'eux, à partir du point fixant l'extrémité céphalique, on porte d'abord la distance comprise entre celle-ci et la partie de la gonade contenue dans la première des coupes où elle apparaît. Ensuite on trace vers l'axe oo' la longueur de la glande génitale ; quand celle-ci n'est pas encore recourbée, ce tracé se fait sans difficulté ; quand la courbure est présente on porte de part et d'autre de celle-ci les longueurs de chacune des régions de la gonade.

L'étude des coupes qui restent ensuite dans une série permet le tracé de la gonade postérieure, s'il s'agit d'un appareil génital de type pair (fig. 15 et 16). Dans ce cas, la dernière coupe qui intéresse la glande génitale postérieure fournit le point à partir duquel on doit compter la distance séparant la région où est coupée cette gonade, de l'extrémité caudale.

Le tracé des conduits génitaux s'effectue de la même manière.

Enfin, il importe de préciser, sur chacun des graphiques, le sens dans lequel se déroule la progression des cellules germinales. On sait qu'elle s'accomplit du cul-de-sac de la gonade vers sa partie opposée ; la connaissance de la position du cul-de-sac paraît donc suffire pour obtenir cette précision. En fait, nous verrons qu'il n'est pas inutile de rechercher la limite séparant le germigène des premières cellules entrant en prophase méiotique. Cette limite se décèle assez facilement, bien qu'elle ne soit pas rigoureusement tranchée ; il suffit de chercher dans la série des coupes celles où l'on voit pour la première fois des noyaux dont la chromatine se condense à l'un des pôles ; cette structure correspond au

stade *synapsis* qui marque précisément le début de la prophase méiotique (NIGON, 1949) ; (NIGON et BRUN, 1955) ; elle succède à la structure grumeleuse de la chromatine dans les noyaux des cellules du germigène.

1. — Le développement des gonades dans l'espèce gonochorique.

Aucune difficulté ne se présente pour obtenir à intervalles réguliers à peu près autant de mâles que de femelles dans les élevages, quel que soit l'âge des animaux, et même si les caractères sexuels secondaires ne sont pas apparus. Il suffit de prélever au hasard un assez grand nombre d'individus ; c'est naturellement l'examen des coupes qui permet ensuite de répartir les sexes.

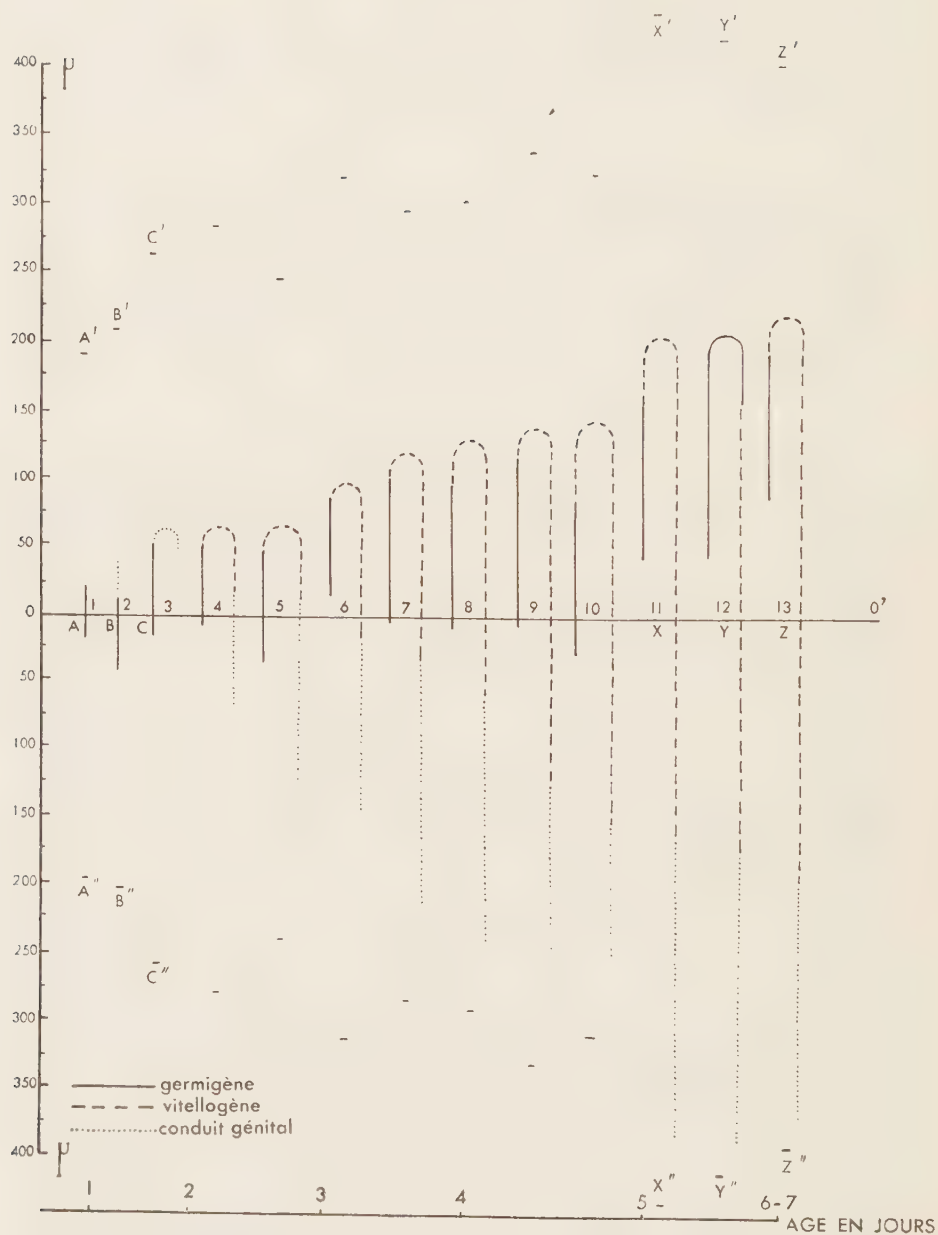
1. — DÉVELOPPEMENT DU TESTICULE.

L'ébauche génitale, chez les plus jeunes larves, est située sensiblement au milieu du corps (fig. 14, 1) ; elle mesure environ 40 μ d'avant en arrière et ne comporte que quelques cellules parmi lesquelles il est impossible de distinguer les spermatogonies de celles qui fournissent les premières ébauches du conduit génital.

On observe la première croissance de ces ébauches chez les larves âgées de un à deux jours (fig. 14, 2) ; les cellules qui les constituent apparaissent tournées vers la région céphalique, elles ont un noyau moins Feulgen-positif que celui des spermatogonies contenues dans le testicule primitif. Celui-ci, dont la longueur atteint environ 50 μ , demeure au voisinage du milieu du corps.

Un peu avant deux jours, le tube génital se courbe et sa partie distale se tourne vers la région caudale (fig. 14, 3). Chez les larves âgées de deux jours au moins, on voit constamment apparaître, dans les premières coupes, des sections de la gonade où l'on peut observer les structures nucléaires annonçant la formation du vitellogène (fig. 14, 4 et 5). Les coupes suivantes montrent que le germigène se trouve au voisinage immédiat du milieu du corps. Le cul-de-sac le plus primitif était donc dirigé vers la région caudale et la progression des cellules germinales s'est faite vers l'extrémité céphalique. A cette date, la longueur du testicule oscille entre 100 et 150 μ , celle du conduit génital entre 120 et 150 μ .

L'étude des animaux dont l'âge s'échelonne entre trois et cinq jours environ permet de localiser constamment le cul-de-sac du germigène au voisinage du milieu du corps (fig. 14, 6 à 10). Il semble qu'ensuite,

FIG. 14. — *Rhabditis maupasi* mâle.

Développement du testicule. — Le numéro de chaque animal, dans l'ordre chronologique, est indiqué au-dessus de l'axe oo'.

entre cinq et six jours, le germigène subisse un déplacement vers la partie antérieure du corps ; c'est du moins ce qui apparaît chez les animaux que j'ai étudiés à cet âge (fig. 14, 11, 12 et 13).

Entre deux et six jours, on voit constamment des spermatocytes au niveau du recourbement du testicule ; un animal cependant y possédait des spermatogonies (fig. 14, 12) ; cette exception doit résulter vraisemblablement du relèvement vers la région céphalique de la portion germinative du testicule et du grand nombre de spermatogonies qu'elle contient.

La partie distale de la glande génitale, après s'être rapprochée du milieu du corps, l'atteint (fig. 14, 6) puis, ensuite, s'en éloigne (fig. 14, 7 à 13) ; elle se prolonge par le conduit génital qui se dirige vers l'extrémité caudale. En même temps, le testicule grandit constamment ; sa longueur qui n'était que de $150\ \mu$ au maximum chez une larve de deux jours atteint 500 à $600\ \mu$ quand mûrissent les premiers spermatozoïdes. Le conduit génital a grandi lui aussi et sa longueur est passée de 100 - $120\ \mu$ à $200\ \mu$ environ.

Nous retiendrons qu'au cours de la genèse du testicule le cul-de-sac du germigène demeure sensiblement à l'emplacement qu'il occupait primitivement quand l'ébauche génitale a commencé son développement.

Le déplacement du sommet du tube génital est constamment centrifuge par rapport au milieu du corps. La progression des cellules germinales se fait vers l'extrémité céphalique au début du développement : quand la courbure est apparue elle se déroule de la même manière dans toute la portion du testicule comprise entre le cul-de-sac et cette courbure ; au delà de celle-ci, la progression des cellules s'effectue vers l'extrémité caudale.

2. — DÉVELOPPEMENT DES OVAIRES.

L'examen des coupes de larves âgées de un à deux jours au plus, fait apparaître la présence d'une ébauche génitale constituée par un unique territoire ne comportant que quelques cellules. Cette ébauche mesure environ $35\ \mu$ dans sa plus grande dimension ; elle est contenue tout entière dans la moitié inférieure du corps et située un peu au-dessous de son milieu (fig. 15, 1).

Les coupes de larves ayant atteint l'âge de deux jours complets montrent un lot de cellules germinales contenu en partie dans la pre-

mière moitié du corps (fig. 15, 2, 3 et 4) ; la longueur de ce lot peut aller de 30 à 50 μ environ. Puis apparaît un certain nombre de coupes où les cellules ont un noyau à chromatine très finement grumeleuse ayant peu d'affinité pour le réactif de Schiff ; ce sont les premières cellules des conduits génitaux ; elles sont suivies de nouvelles cellules germinales constituant un deuxième lot dont la longueur est sensiblement la même que celle du premier (fig. 15, 2, 3 et 4).

L'unique territoire germinal primitif s'est donc scindé en deux et chacun des nouveaux groupes de cellules sexuelles s'est éloigné de l'autre ; l'ébauche génitale a fourni en outre deux tubes génitaux encore très élémentaires.

Les structures nucléaires des cellules germinales que contient chacun de ces tubes sont absolument identiques à celles d'ovogonies ; les premiers ovocytes en début de prophase méiotique n'étant pas encore apparus, il est impossible de préciser le sens dans lequel se fait la progression des cellules au sein de ces très jeunes ovaires. L'uniformité des structures nucléaires interdit en effet de juger si les culs-de-sac sont tournés vers le milieu du corps ou, au contraire, à l'opposé.

Mais cette difficulté peut être surmontée grâce aux observations portant sur des individus un peu plus âgés. Chez les animaux qui atteignent l'âge de deux à trois jours, chacun des tubes ovariens acquiert une longueur de 70 à 80 μ et contient deux groupes de cellules sexuelles ; le premier ne comporte que des ovogonies, le second montre maintenant des ovocytes en début de prophase (fig. 15, 5 et 6). En outre, la succession des coupes indique que les ovocytes sont toujours contenus dans les régions des tubes génitaux tournées vers le milieu du corps. Le repérage des culs-de-sac est dès lors possible, non seulement chez ces larves, mais encore chez les larves moins âgées. En effet, chez celles-ci ce sont les régions des gonades les plus éloignées du milieu du corps qui renferment les ovogonies les plus jeunes ; les plus âgées — qui se transformeront les premières en jeunes ovocytes — se font vis-à-vis.

On voit donc qu'au cours du développement initial des ovaires, les deux culs-de-sac s'éloignent progressivement l'un de l'autre ; par rapport au milieu du corps, ils subissent des déplacements centrifuges. Dans chacun des tubes génitaux les cellules sexuelles progressent dans des directions opposées aux extrémités du corps.

Chez les femelles qui atteignent l'âge de trois jours au moins apparaît la courbure des ovaires ; elle se manifeste au niveau du germigène ;

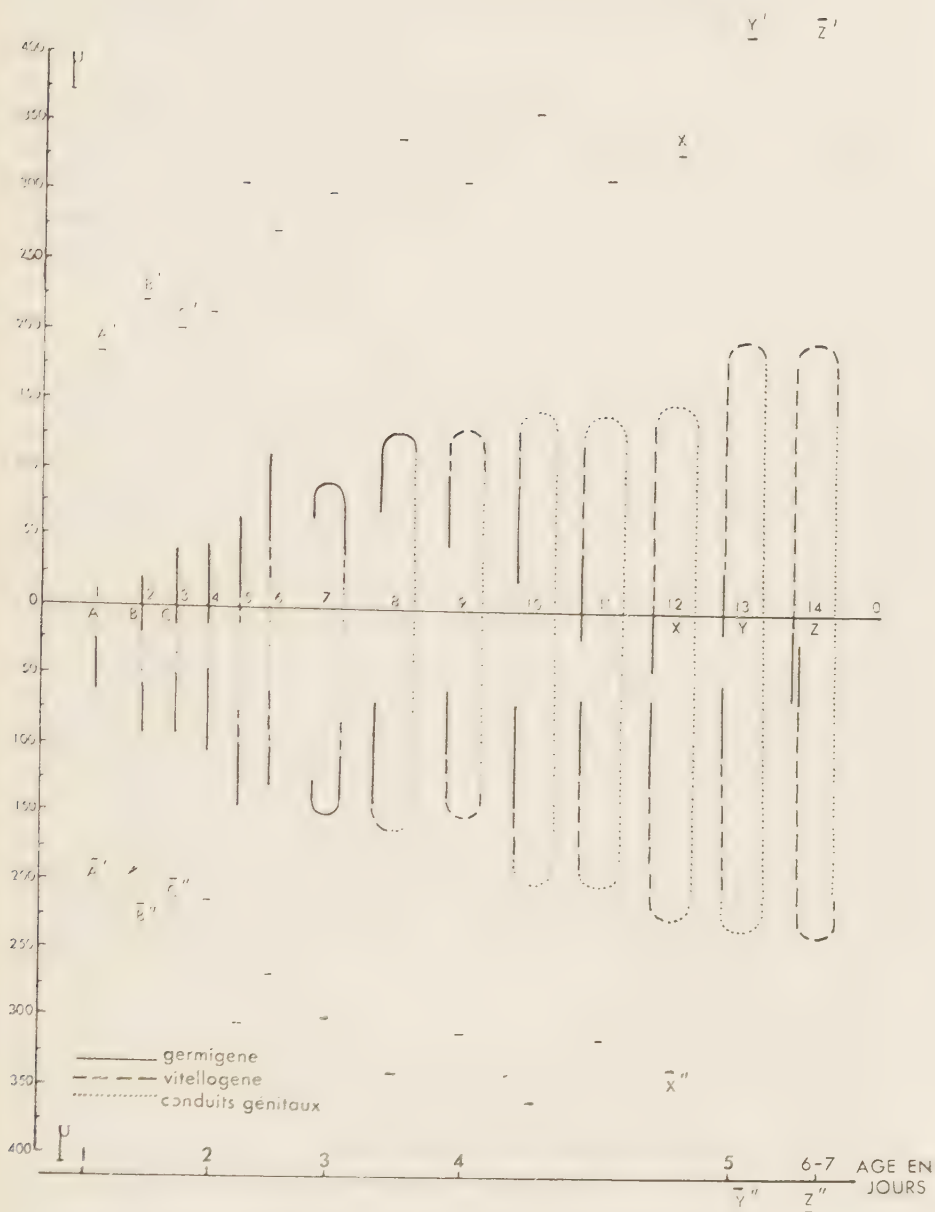


FIG. 15. — *Rhabditis maopasi*, femelle.
Développement des ovaires. — Mêmes conventions que sur la figure 14.

on distingue parfaitement les ovogonies dans un certain nombre de coupes où chacune comporte deux sections voisines de la gonade (fig. 15, 7).

A dater de l'apparition de cette courbure, nous allons suivre les positions successives des culs-de-sac, celles des sommets de la crosse ovarienne et celles des régions distales des glandes : entre ces dernières, on portera les longueurs des conduits génitaux. En effectuant ce travail sur des animaux dont l'âge croît de trois à six jours on obtient une série de graphiques dont la succession chronologique est fournie sur la figure 15.

On voit que les culs-de-sac se rapprochent progressivement l'un de l'autre, celui de la gonade antérieure se dirigeant vers le milieu du corps en s'éloignant de la région céphalique : le cul-de-sac de l'ovaire postérieur accomplit un trajet sensiblement symétrique.

Quand les animaux atteignent six jours, les deux culs-de-sac sont au voisinage l'un de l'autre et parfois les germigènes chevauchent ; ce sont les dispositions rencontrées chez les adultes ; les gonades sont mûres. Pendant cette période par conséquent, les culs-de-sac subissent des déplacements centripètes par rapport au milieu du corps. La progression des cellules sexuelles se fait vers les extrémités du corps à l'intérieur de la portion du tube génital précédant la courbure ; dans la portion qui la suit, la progression s'accomplit dans une direction opposée.

On notera que les sommets des crosses ovariennes s'éloignent progressivement l'un de l'autre. La distance qui les sépare est de 200 à 250 μ chez les animaux âgés de trois jours ; elle atteint 400 à 450 μ chez les adultes. Le déplacement des courbures est donc constamment centrifuge par rapport au milieu du corps.

Enfin, en même temps que s'accomplissent le nouveau double déplacement des culs-de-sac et le déplacement des courbures, les conduits génitaux et chacun des ovaires grandissent, les premiers passent de 100 à 300-350 μ , les seconds de 90 à 300 μ environ ; ce sont les tailles qu'ils atteignent le plus souvent quand les premiers œufs vont mûrir.

Nous retiendrons qu'il est possible de noter *deux phases* au cours du développement continu des ovaires. Leur distinction s'appuie sur les sens différents dans lesquels les deux germigènes se déplacent successivement l'un par rapport à l'autre.

La première phase s'étend depuis l'instant où l'ébauche germinale

se scinde en deux jusqu'au moment où le cul-de-sac ovarien va se courber ; les deux zones germinatives s'éloignent l'une de l'autre. Cette phase dure deux jours environ et s'accompagne de l'apparition des premiers ovocytes. La deuxième phase se déroule depuis la formation du recourbement en crosse jusqu'à la maturité des ovaires ; les deux germigènes se rapprochent. Cette phase dure trois à quatre jours ; pendant ce temps s'effectue la croissance des ovocytes.

3. — COMPARAISON DU DÉVELOPPEMENT DES OVAIRES ET DU TESTICULE.

Le développement des ovaires est plus complexe que celui du testicule. Chez les mâles, le cul-de-sac testiculaire demeure constamment, ou presque, en place dans la cavité du corps et le conduit génital ne s'allonge que par une extrémité. Les culs-de-sac ovariens, au contraire, subissent un déplacement continu dont l'effet a pour résultat final une mise en place de chacun d'eux vers le milieu du corps. Ce déplacement est consécutif au double allongement des conduits génitaux qui se développent entre les deux ovaires.

Au début du développement, le sens dans lequel s'effectue la progression des cellules germinales semble différer dans l'ovaire antérieur et dans le testicule ; il est le même dans celui-ci et dans l'ovaire postérieur. En réalité, aussi bien dans un sexe que dans l'autre, la progression s'accomplit toujours du cul-de-sac vers son extrémité opposée. Mais la position du cul-de-sac primitif de l'ovaire antérieur est inverse de celle du cul-de-sac testiculaire. On explique ainsi cette différence tout apparente.

II. — Le développement des ovotestis dans l'espèce hermaphrodite.

La succession des graphiques de la figure 16 montre d'emblée que le développement des ovotestis est très analogue à celui des ovaires. Mais on peut distinguer *trois phases* au cours de cette organogenèse :

La première phase débute avec l'apparition de l'ébauche génitale primitive qui mesure environ 30 μ dans sa longueur (fig. 16, 1). Puis cette ébauche se scinde en deux, fournissant deux ovotestis qui grandissent en même temps que leurs culs-de-sac s'éloignent l'un de l'autre ; entre ces deux jeunes gonades se forme un cordon cellulaire représen-

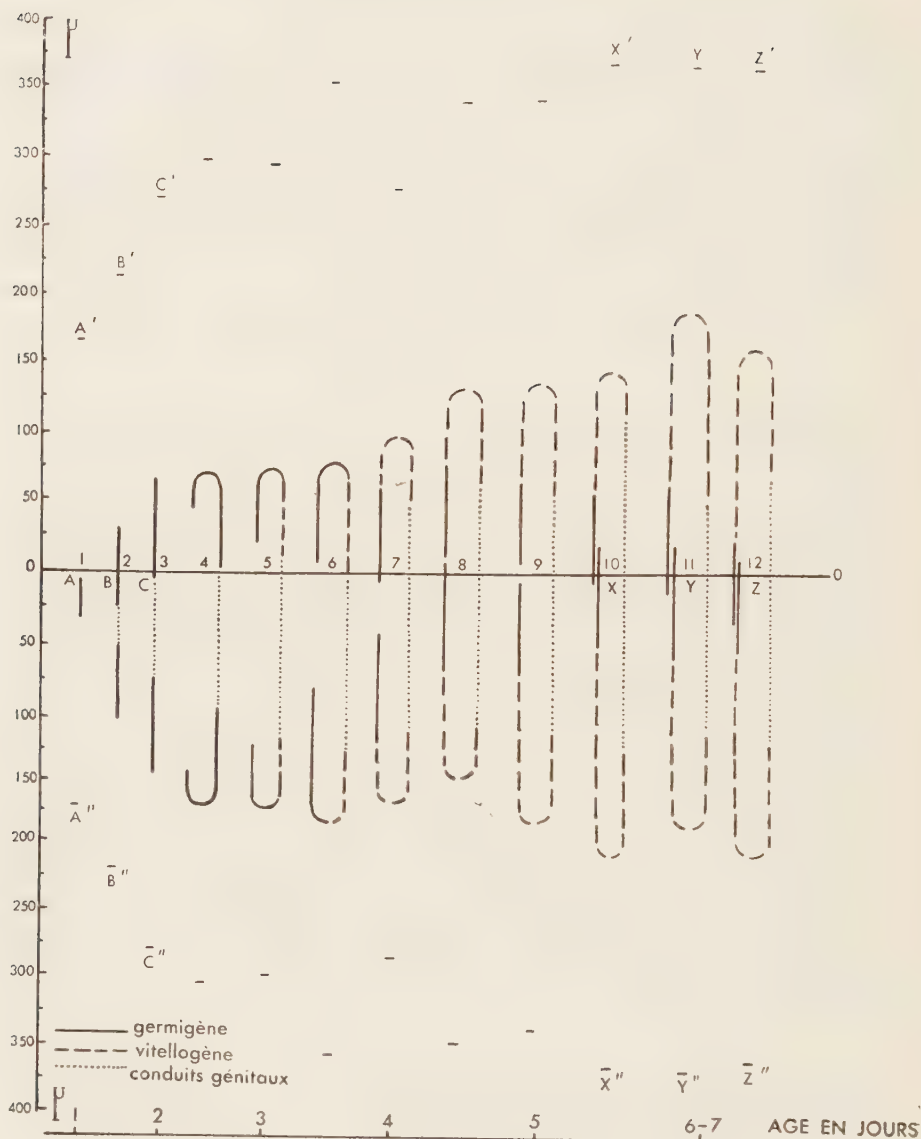


FIG. 16. — *Caenorhabditis elegans*.
Développement des ovotestis. — Mêmes conventions que sur les figures 14 et 15.

tant les conduits génitaux primitifs (fig. 16, 2 et 3). A la fin de cette phase — qui dure environ deux jours au plus — chacun des ovotestis atteint $75\ \mu$ et le cordon cellulaire 70 à $80\ \mu$: il n'est pas encore possible, dans les gonades, de voir autre chose que des cellules goniales.

Le recourbement des ovotestis annonce la deuxième phase ; celle-ci se prolonge pendant environ deux jours. Les germigènes se rapprochent et les sommets des courbures s'éloignent du milieu du corps (fig. 16, 4 à 8). Cette deuxième phase cesse quand les culs-de-sac se trouvent au voisinage immédiat l'un de l'autre (fig. 16, 8). A cette date, les gonades ne sont pas encore mûres : on observe l'apparition des premières cellules en prophase méiotique et le début de leur évolution dans le vitellogène. Au moment de l'apparition des courbures les ovotestis mesurent environ 100 μ , ils atteignent 200 μ quand les culs-de-sac se rejoignent ; par ailleurs, la longueur des conduits génitaux est passée de 100 à 150-200 μ .

Pendant la troisième phase enfin, les gonades mûrissent. Les germigènes demeurent en place et les sommets des courbures continuent à s'éloigner l'un de l'autre (fig. 16, 9 à 12).

Cette dernière phase se poursuit pendant deux jours environ. Les ovotestis et les conduits génitaux grandissent encore puisque la longueur des premiers passe de 200 à 300 μ et que les seconds atteignent au moins 200 μ .

Pendant chacune de ces phases la progression des cellules germinales obéit aux mêmes modalités que celles auxquelles sont soumises les cellules contenues dans les ovaires des femelles de l'espèce gonochorique.

Remarquons enfin que le graphique de chacun des ovotestis est sensiblement symétrique de celui de son opposé. Cette disposition s'observe aussi à propos des ovaires. Cette particularité doit traduire le synchronisme de croissance de ces organes, phénomène déjà évoqué par MAUPAS (1899) et HONDA (1925). Nous aurons l'occasion très prochainement de confirmer cette manière de voir.

CHAPITRE III.

LA CROISSANCE DES GONADES

A part les résultats que fournit FAURÉ-FREMIET (1913) sur la croissance pondérale des ovaires chez l'*Ascaris*, nous ne disposons pratiquement pas d'analyses de la croissance des glandes génitales chez les Nématodes.

A propos des deux espèces utilisées ici, l'étude de la morphogenèse des appareils génitaux a déjà fourni quelques précisions sur l'accroissement de taille des gonades. Mais si les graphiques que j'ai adoptés ont l'avantage d'exprimer d'une manière relativement simple les phénomènes morphogénétiques, ils ne permettent cependant pas de suivre facilement les phénomènes de croissance.

Pour les exposer avec davantage de précision, il faut choisir des éléments d'analyse dont l'usage limite le plus possible les risques d'erreurs. A cet égard, les mesures de longueur sont préférables à l'estimation des volumes. On peut aussi compter avec une assez grande exactitude le nombre des cellules contenues dans les gonades ; ce critère peut être utilisé puisque, dans une certaine mesure, la taille de la gonade dépend du nombre des cellules qu'elle renferme.

I. — La croissance relative des gonades.

J'étudierai d'abord la croissance des glandes génitales paires l'une par rapport à l'autre. Il faut en effet préciser si la croissance de ces organes est réellement synchrone. Ensuite, j'exposerai la croissance des gonades étudiée en fonction de la croissance du corps considéré dans sa totalité.

A. — CROISSANCE SYNCHRONE DES GLANDES GÉNITALES PAIRES.

En vue de rechercher si la croissance de ces gonades s'effectue synchroniquement, j'ai mesuré chez *Rhabditis maupasi* et chez *Caenorhabditis elegans* les longueurs d'un certain nombre d'ovaires et d'ovotestis appartenant à des animaux dont l'âge s'échelonne de 1-2 jours à 6-7 jours.

Pour tous ces individus, à la longueur l de la gonade antérieure, on peut comparer la longueur l' de la gonade opposée. Un procédé graphique permet d'exprimer commodément ces comparaisons : on porte sur deux axes de coordonnées des valeurs en microns ; pour chaque animal la valeur de l comptée en abscisses et celle de l' comptée en ordonnées permettent de placer un point représentatif de la comparaison recherchée (fig. 17 et 18).

Si pour chaque individu la croissance des deux gonades était parfaitement synchrone, l'ensemble de tous les points représentatifs fournirait un alignement porté par une droite inclinée à 45° sur chacun des axes de coordonnées.

En fait, les points obtenus sont toujours dispersés autour de la droite ; la dispersion est due aux erreurs de mesure et à une certaine variabilité dans la

taille individuelle des gonades. Il faudra discuter si cette dispersion est compatible ou non avec l'hypothèse de la croissance synchrone.

1) La croissance des ovaires :

J'ai mesuré les tailles de 44 ovaires appartenant à 22 animaux. Les points obtenus sont portés sur la figure 17.

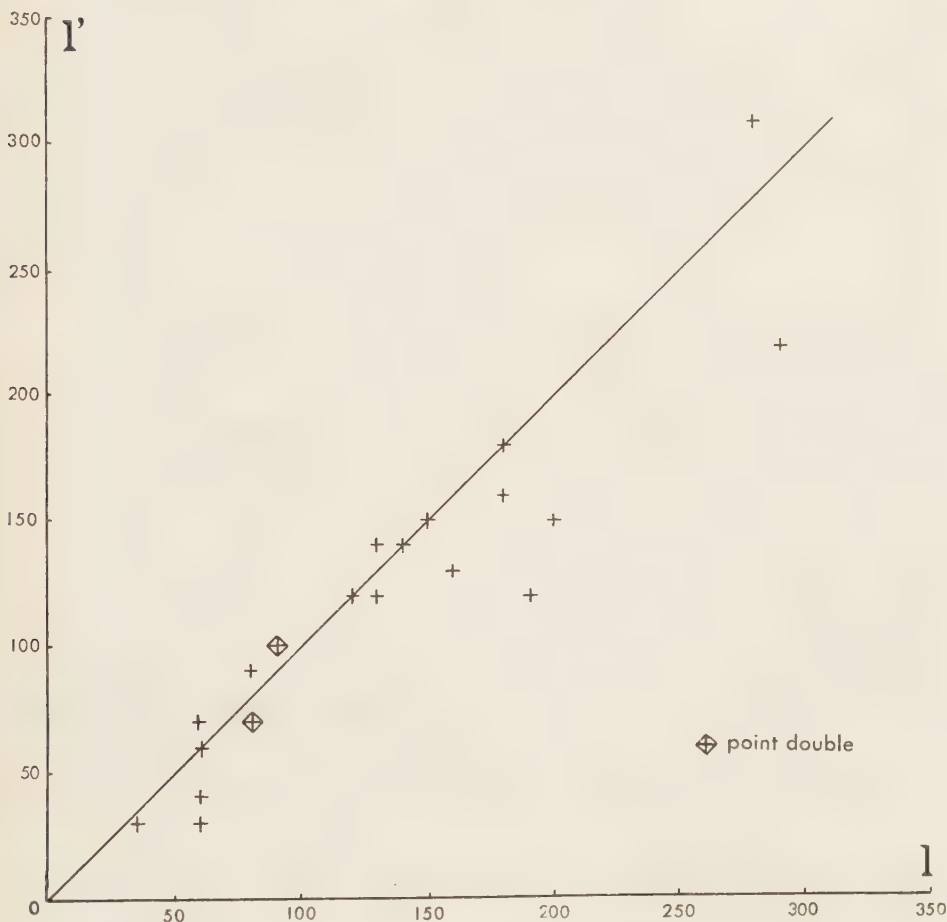
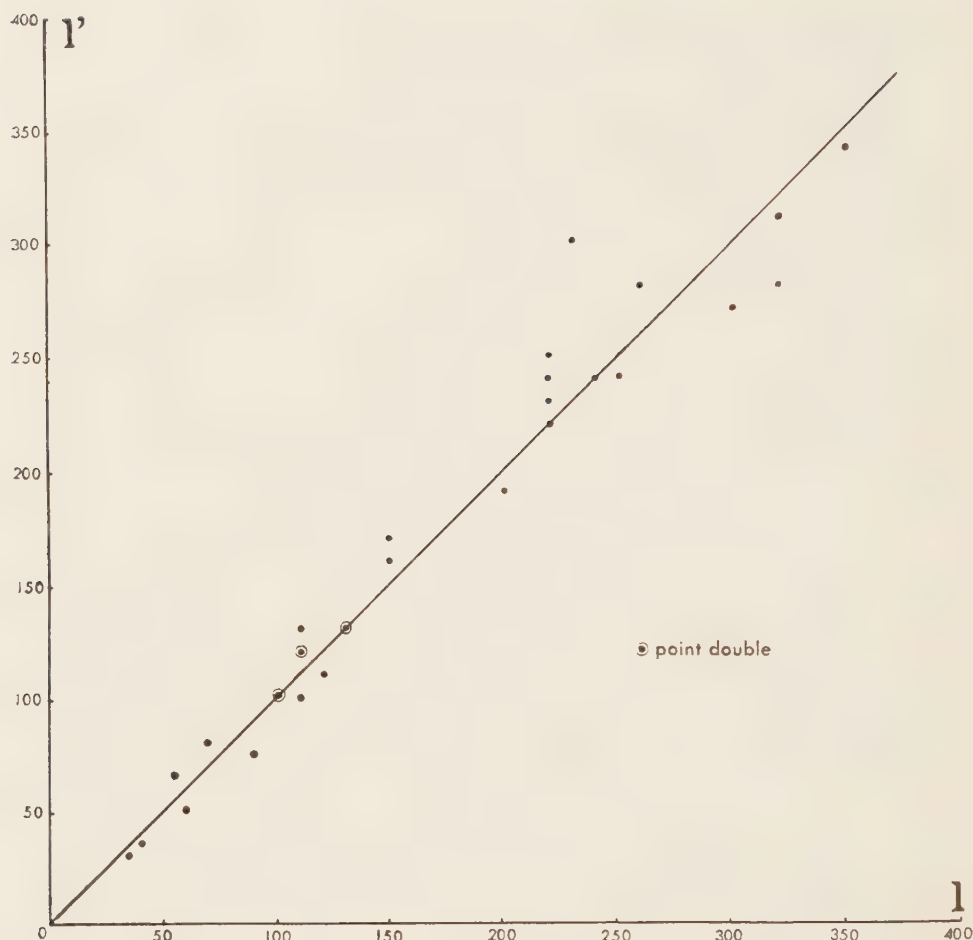


FIG. 17. — *Rhabditis maupasi* femelle.
Croissance des ovaires l'un par rapport à l'autre. — l , longueur, en microns, de l'ovaire antérieur ;
 l' , longueur, en microns, de l'ovaire postérieur.

J'ai estimé la valeur moyenne $\bar{m}$ de tous les rapports $\frac{l}{l'}$; elle est égale à 1,13.

Il convient de juger si cette valeur diffère significativement ou non de la valeur moyenne théorique 1 qui exprime le parfait synchronisme.

FIG. 18. — *Caenorhabditis elegans*.

Croissance des ovotestis l'un par rapport à l'autre. — l , longueur, en microns, de l'ovotestis antérieur ;
 l' , longueur, en microns, de l'ovotestis postérieur.

Dans la négative on pourra conclure que les ovaires ont une croissance quasi identique.

On recherchera donc si la différence d entre la moyenne $\bar{m}$ et la moyenne l diffère ou non de 0 d'une manière significative (cf. *Nota*).

A cet effet, on calcule la valeur de la variable $t = \frac{d}{s_d}$ où s_d désigne l'écart-type estimé de d ; si la valeur de t est comprise dans l'intervalle

Nota : A propos des estimations statistiques qui sont effectuées dans ce mémoire, j'ai consulté les ouvrages de MORICE et collab. (1947), FISHER (1947), LAMOTTE (1948), MORICE et CHARTIER (1949).

d'acceptation fourni par les tables de *Student-Fisher*, on ne peut conclure à une différence significative entre les moyennes comparées.

La différence d est ici égale à $1,13 - 1,00 = + 0,13$.

Après calculs on peut poser $s_d = + 0,186$.

On obtient donc : $t = \frac{0,13}{0,186} = + 0,698$.

Pour un niveau de probabilité 0,05, les tables donnent un intervalle d'acceptation compris entre $- 2,080$ et $+ 2,080$, correspondant au nombre $n = 22$ d'échantillons étudiés.

On ne peut donc pas dire que la moyenne $\bar{m} = 1,13$ diffère significativement de 1 et on peut admettre que les ovaires croissent synchroniquement.

2) La croissance des ovotestis :

Chez *Caenorhabditis elegans*, j'ai mesuré les longueurs de 60 glandes génitales (fig. 18). La moyenne $\bar{m}$ des rapports $\frac{l}{\bar{l}}$, est égale à 0,993.

Il est évident qu'elle ne diffère pas significativement de 1 et l'on peut conclure à la croissance synchrone des ovotestis.

B. — CROISSANCE DES GONADES ET CROISSANCE DU CORPS.

Étudier la croissance des glandes génitales indépendamment de la croissance de tout autre organe ou du corps tout entier, renseignerait imparfaitement sur les modalités de cette croissance. En effet, les courbes obtenues de cette manière varieraient considérablement suivant les conditions dans lesquelles seraient élevés les animaux.

Ces objections n'ont cependant pas, à propos des Nématodes libres, autant d'importance que celles qu'on formule généralement quand il s'agit d'animaux élevés dans des conditions de milieu et de température très fluctuantes (TEISSIER, 1934). Nous savons, en effet, que les élevages des Nématodes libres peuvent être effectués dans des conditions très homogènes.

J'ai cependant estimé nécessaire d'étudier la croissance des gonades en fonction de la croissance générale du corps.

Je désigne par l la longueur de la gonade et par L la longueur du corps. Pour dresser les courbes, j'ai utilisé des axes de coordonnées où, sur une échelle logarithmique, sont portées en abscisses et en ordonnées les longueurs L et l (fig. 19, 20, 21).

1) La croissance relative du testicule chez *Rhabditis maupasi*.

J'ai mesuré les longueurs du testicule et du corps chez 26 animaux. Les résultats obtenus sont consignés sur le diagramme de dispersion de la figure 19.

Une forte corrélation apparaît évidente entre les croissances du testicule et du corps. On trouve pour le coefficient de corrélation la valeur $r = 0,92$; on peut estimer que la relation entre les deux variables est linéaire et l'on est en droit d'écrire : $l = kL^2$.

Sous une autre forme : $\log. l = \log. k + \alpha \log. L$; cette équation définit la loi générale de la croissance allométrique.

Le calcul des coefficients de régression donne les valeurs suivantes :

$$b_{y/x} = 3,06 \text{ et } b_{x/y} = 0,28 \text{ (cf. Nota).}$$

On peut donc écrire :

$$\begin{aligned} \backslash \text{ pente de la droite de régression de } y \text{ en } x &= b_{y/x} \text{ soit : } 3,06 \\ / \text{ pente de la droite de régression de } x \text{ en } y &= \frac{1}{b_{x/y}} \text{ soit : } 3,57 \end{aligned}$$

2) La croissance relative des ovaires chez *Rhabditis maupasi*.

J'ai mesuré les longueurs du corps et des ovaires chez 22 femelles.

Pour dresser le graphique de la fig. 20, je me suis autorisé du fait que les deux ovaires ont une croissance synchrone et, après avoir adopté une légende conventionnelle, j'ai porté tous les points obtenus sur cette même figure.

Le coefficient de corrélation r atteint 0,95 ; la relation qui unit l et L est linéaire.

Le calcul des coefficients de régression $b_{y/x}$ et $b_{x/y}$ permet de placer les deux droites de régression dont les pentes sur l'axe des abscisses sont respectivement :

$$\begin{aligned} \backslash b_{y/x} &= 2,37 \\ / \frac{1}{b_{x/y}} &= \frac{1}{0,38} = 2,63 \end{aligned}$$

3) Comparaison de la croissance du testicule et des ovaires :

Si l'on compare deux à deux les valeurs des pentes des droites de régression dans chacun des sexes, on voit que les valeurs obtenues à

Nota : D'une manière générale, quelle que soit la nature des variables, j'utiliserai cette terminologie, la plus habituellement adoptée.

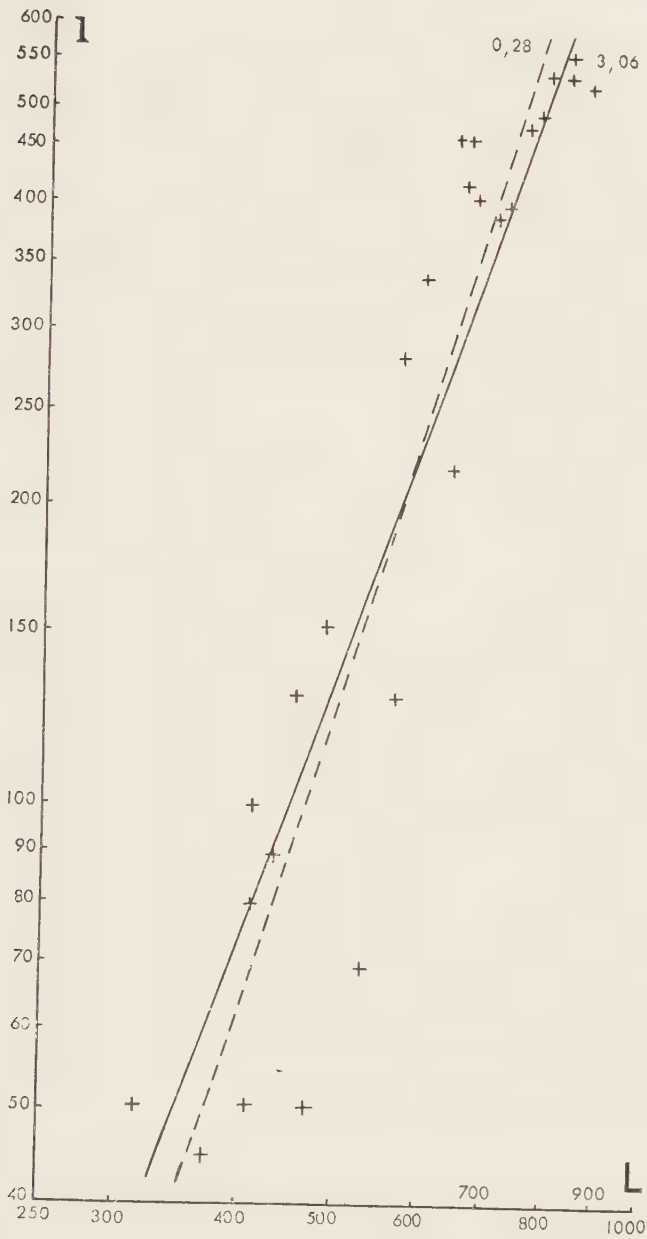


FIG. 19. — *Rhabditis maupasi* mâle.

Croissance relative du testicule. — L. longueur du corps, en microns ; l. longueur du testicule, en microns

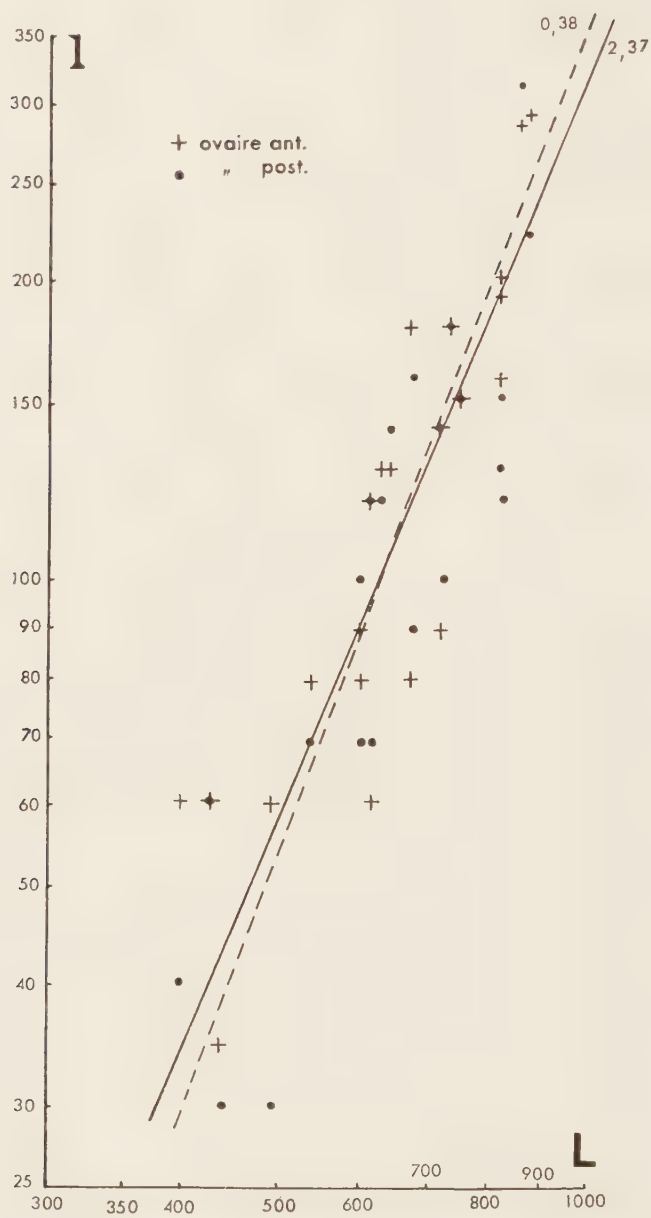


FIG. 20. — *Rhabditis maupasi* femelle.
Croissance relative des ovaires. — L. longueur du corps, en microns; l. longueur des ovaires, en microns.

propos du testicule sont toutes deux supérieures à celles fournies par les ovaires.

Il semble donc que la croissance du testicule soit plus rapide que n'est celle des ovaires, pendant un même laps de temps. En effet, aussi bien chez les mâles que chez les femelles les mesures ont été faites sur des animaux dont les âges s'échelonnent entre 2 et 6-7 jours.

Pour avoir une idée de la vraisemblance de cette hypothèse, il faut comparer entre elles les pentes des droites de régression et juger si la différence obtenue est significative ou non. Dans la négative, la différence provient simplement de fluctuations aléatoires et il faut rejeter l'hypothèse ; dans l'affirmative on peut estimer qu'elle est acceptable.

Pratiquement, on ne compare pas directement les pentes, mais les valeurs des coefficients de régression.

$$\text{On forme la variable : } t = \frac{b_1 - b_2}{S_{b_1-b_2}}$$

Dans cette expression b_1 et b_2 désignent l'un des coefficients de régression de chacun des deux ensembles ; ici, par exemple, $b_1 = b_{y/x}$ chez les mâles et $b_2 = b_{y/x}$ chez les femelles.

L'estimation de la variance $S^2_{b_1-b_2}$ fournit la valeur de $S_{b_1-b_2}$; elle est ici égale à : 0,281.

$$\text{Par ailleurs, } b_1 - b_2 = 3,06 - 2,37 = 0,690$$

$$\text{En définitive : } t = \frac{0,690}{0,281} = 2,456$$

Pour apprécier la signification de cette valeur, on calcule d'abord le nombre de degrés de liberté ; dans le cas présent il s'obtient en posant $N = n_1 + n_2 - 4$; n_1 et n_2 désignent les nombres de couples d'observations chez les mâles et chez les femelles respectivement. Par conséquent : $N = 26 + 44 - 4 = 66$.

Le nombre obtenu étant relativement élevé, on se reporte à une table de la loi normale.

Celle-ci indique qu'il y a une probabilité au plus égale à 2 % pour que les deux séries de couples d'observations proviennent de deux ensembles dont les droites de régression ont la même pente.

On peut donc conclure que le testicule montre, par rapport à la longueur du corps, une croissance plus rapide que celle des ovaires.



FIG. 21. — *Caenorhabditis elegans*.
Croissance relative des ovotestis. — L. longueur du corps, en microns ; I. longueur des ovotestis, en microns.

4) La croissance relative des ovotestis chez *Caenorhabditis elegans* :

Les mesures de longueur du corps et des glandes génitales ont porté sur 29 hermaphrodites (fig. 21).

Comme à propos de l'étude des ovaires, on est autorisé à placer tous les points sur un même diagramme, puisque les ovotestis ont une croissance synchrone.

La corrélation des deux variables est très étroite : le calcul de r fournit en effet une valeur égale à 0,98. La fonction $l = f(L)$ est linéaire et les droites représentatives ont pour pentes :

$$b_{y,x} = 3,81 \text{ et } \frac{1}{b_{x/y}} = \frac{1}{0,25} = 4,00$$

On notera l'absence de toute discontinuité au cours de cette croissance allométrique. Or c'est pendant celle-ci que s'effectue le changement d'orientation du sexe des gonocytes ; on en conclut que celui-ci s'effectue sans que la loi de croissance des ovotestis se trouve modifiée.

II. — La croissance des gonades et l'augmentation du nombre de leurs cellules.

A. — ÉTUDE CHRONOLOGIQUE.

La première idée qui vient à l'esprit est d'étudier ces deux phénomènes en fonction du temps.

Ainsi, les animaux étant prélevés à 24 heures d'intervalle, on portera en abscisses les valeurs, exprimées en heures, auxquelles correspond chacun des prélèvements (fig. 22, 23 et 24). Les premières larves sont prises 24 heures après le premier repiquage des géniteurs ; cinq prélèvements sont ensuite nécessaires ; chacun des prélèvements fournit des individus dont on ne connaît pas l'âge exact, mais simplement une estimation assez large de celui-ci. En effet, les pontes des géniteurs se répartissent, entre deux de leurs repiquages successifs, sur un laps de temps de 24 heures.

A priori, par conséquent, cette méthode est très critiquable et pour atténuer tout au moins l'inconvénient qui résulte de son emploi, il suffirait de procéder à des repiquages très nombreux et peu espacés des géniteurs. Mais le nombre des œufs pondus par chaque géniteur serait, dans ces conditions, d'autant plus faible que l'intervalle de temps séparant deux repiquages successifs serait plus court ;

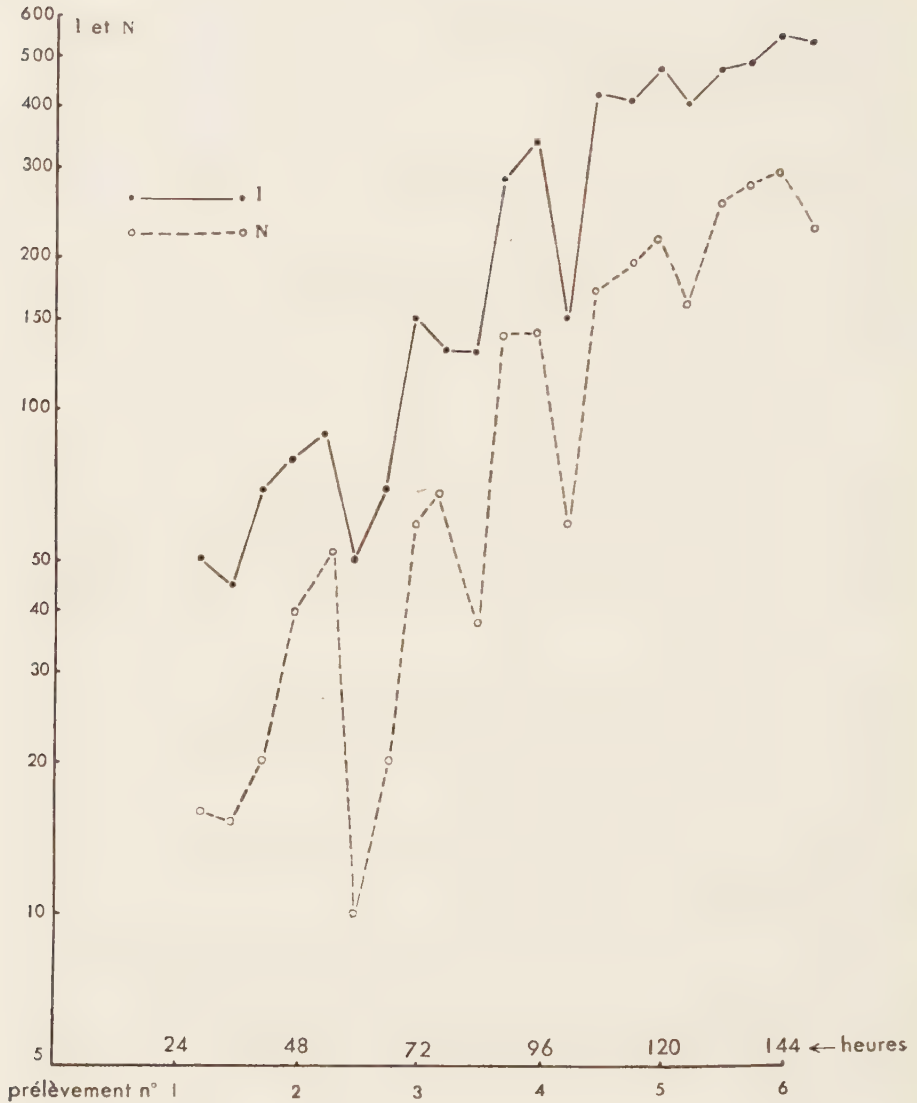


FIG. 22. — *Rhabditis maupasi* mâle.
Croissance en longueur (l) du testicule et augmentation du nombre des cellules (N),
étudiées en fonction de l'âge.

comme il faut compter avec les pertes résultant des fuites toujours possibles des larves sur la lame de verre supportant le milieu gélifié, on risquerait donc, en dépit d'un travail très astreignant, d'avoir des élevages trop défectueux.

J'ai donc préféré la méthode exposée plus haut.

Le stock des coupes étant constitué, on mesure la longueur *l* des

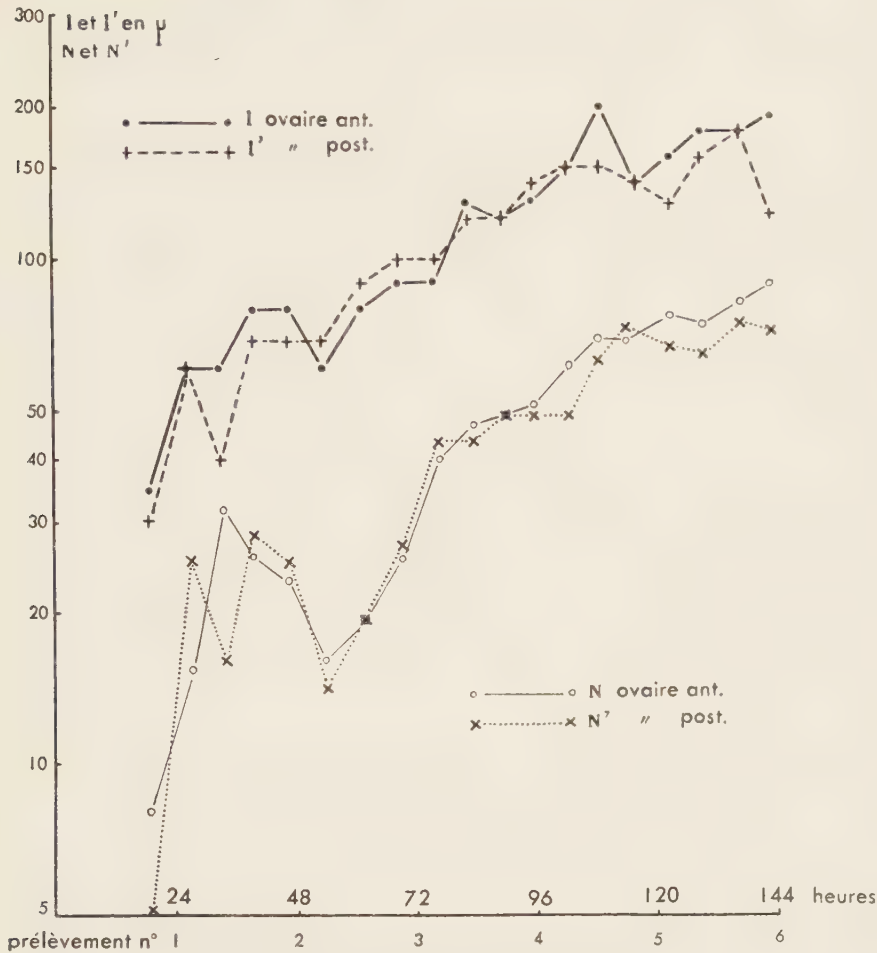


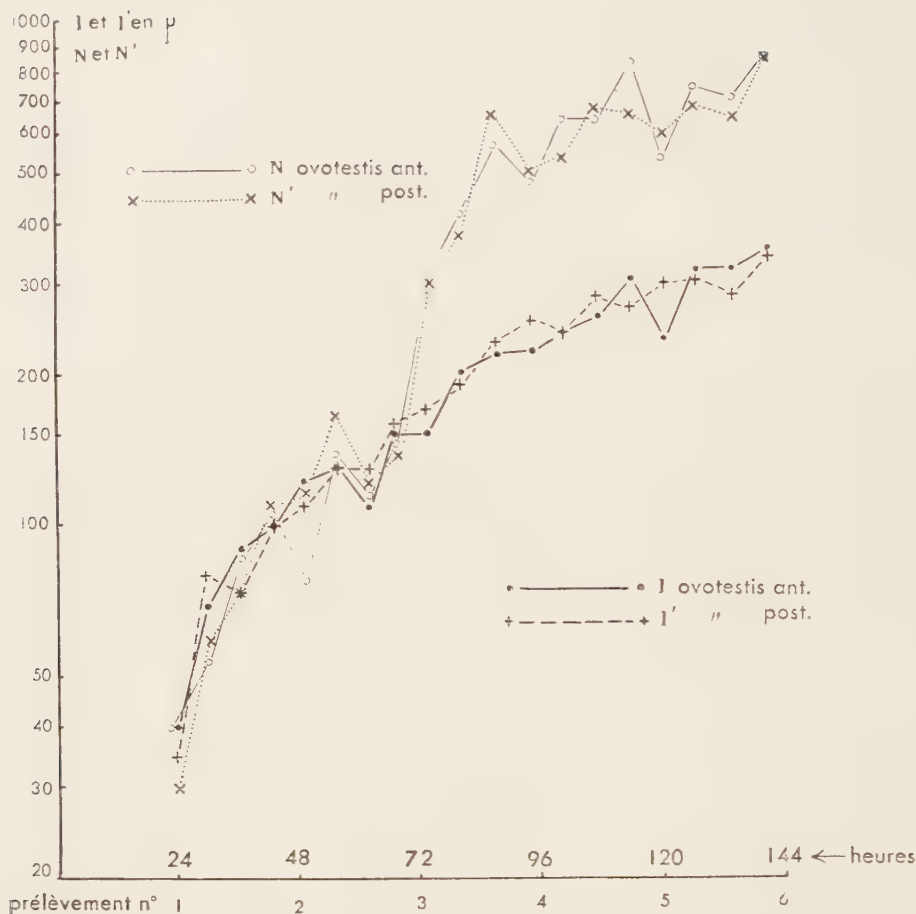
FIG. 23. — *Rhabditis maupasi* femelle.

Croissance en longueur (l et l') des ovaires et augmentation du nombre des cellules (N et N'), étudiées en fonction de l'âge.

gonades et on compte le nombre de cellules N qu'elles contiennent. On porte ensuite les valeurs obtenues en regard d'une échelle logarithmique tracée sur l'axe des ordonnées (fig. 22, 23 et 24). Les valeurs de l et N sont placées à intervalles régulièrement espacés entre 24 h. et 144 h.

— Résultats obtenus dans l'espèce gonochorique :

Chez les mâles (fig. 22), on vérifie sans peine que l'augmentation du nombre des cellules suit très régulièrement celle de la taille de la gonade.

FIG. 24. — *Caenorhabditis elegans*.

Croissance en longueur (l et l') des ovotestis et augmentation du nombre des cellules (N et N'), étudiées en fonction de l'âge.

Chacun des graphiques présente des points de chute ; ceux-ci résultent certainement de la classification chronologique relativement arbitraire que j'ai adoptée. Cependant, la corrélation entre la taille du testicule et le nombre de ses cellules ne s'en trouve pas pour autant infirmée puisque ces points de chute coïncident.

Chez les femelles, une corrélation de même nature se manifeste (fig. 23). En outre, il apparaît une superposition des courbes considérées deux à deux pour la même variable. Cette superposition reflète le synchronisme de croissance des ovaires et, dans une certaine mesure, le synchronisme de leur fonctionnement, puisque le nombre des cellules

augmente sensiblement de la même manière dans chacune de ces glandes.

— Résultats obtenus à propos des ovotestis :

Dès l'abord, des différences extrêmement nettes apparaissent (fig. 24). En effet, alors que pour chacun des sexes, chez *Rhabditis maupasi*, les graphiques montrant l'augmentation du nombre des cellules se trouvent constamment tracés *au-dessous* de ceux traduisant l'accroissement de taille, chez *Caenorhabditis elegans* ces deux graphiques se confondent d'abord plus ou moins dans une région où les points sont fournis par des larves dont l'âge s'échelonne entre 24 et 60 heures environ. Au-delà, les courbes d'augmentation de N doivent être tracées *au-dessus* de celles de l'accroissement de *l*.

La simple apparition de ces différences mérite à elle seule qu'on précise la nature des corrélations dont on soupçonne l'existence. On y parviendra en étudiant les relations $l = f(N)$; cette méthode présente en outre l'avantage de ne plus faire appel au facteur temps et, par conséquent, d'être beaucoup plus rigoureuse que celle précédemment employée.

B. — CORRÉLATIONS ENTRE LA TAILLE DES GONADES ET LE NOMBRE DES CELLULES.

J'ai repris à ce propos les méthodes d'analyse utilisées au sujet de la croissance relative.

On porte en abscisses le nombre N des cellules contenues dans chaque gonade et en ordonnées sa longueur *l* exprimée en microns (fig. 25, 26 et 27).

— Résultats obtenus dans l'espèce gonochorique :

Chez les mâles, l'étude de 21 individus a permis d'obtenir le diagramme de dispersion de la figure 25.

Le coefficient de corrélation *r* a pour valeur : 0,97. On peut donc estimer que *l* et N sont liés par l'expression :

$$l = k N + b.$$

En d'autres termes, la longueur du testicule est proportionnelle au nombre des cellules qu'il contient. Pour obtenir la valeur exacte du rapport de proportionnalité *k*, il faudrait pouvoir calculer la pente de la droite représentant la fonction linéaire, ce qui impliquerait que

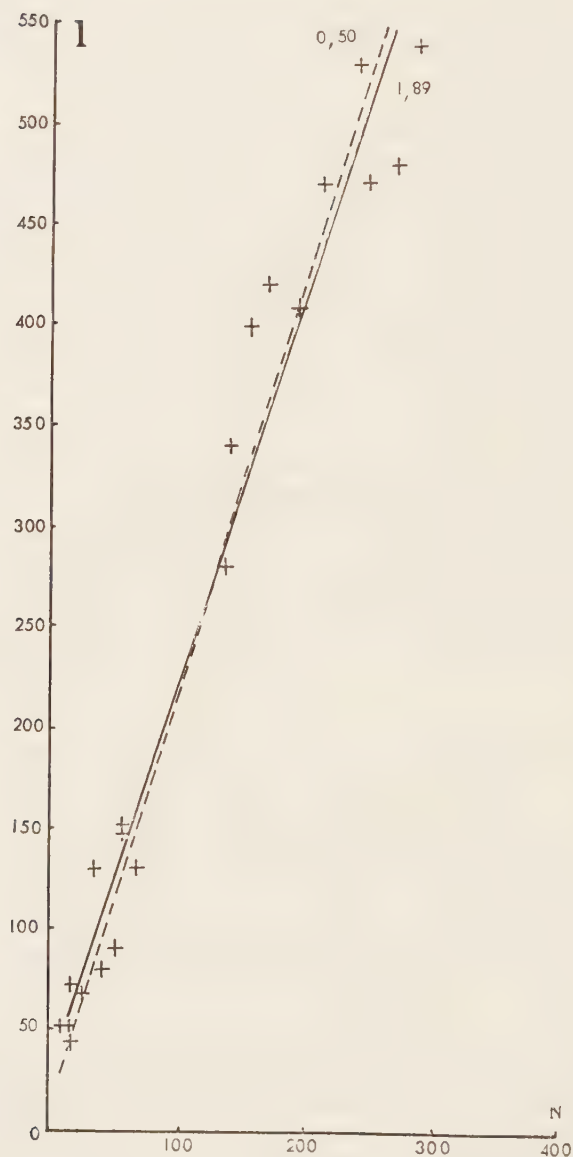


FIG. 25. — *Rhabditis maupasi* mâle.
N. nombre de cellules ; l. longueur du testicule, en microns.

tous les points du diagramme soient rigoureusement alignés les uns à la suite des autres. En fait, ces points sont dispersés, mais on peut avoir une idée de la pente de la droite théorique en calculant les pentes des droites de régression.

Leurs valeurs sont :

$$b_{y/x} = 1,89 \text{ et } \frac{1}{b_{x/y}} = \frac{1}{0,50} = 2,00.$$

Sans erreur grossière on peut donc estimer que la valeur de k se situe aux environs de 2.

Chez les femelles, 19 individus ont été étudiés (fig. 26).

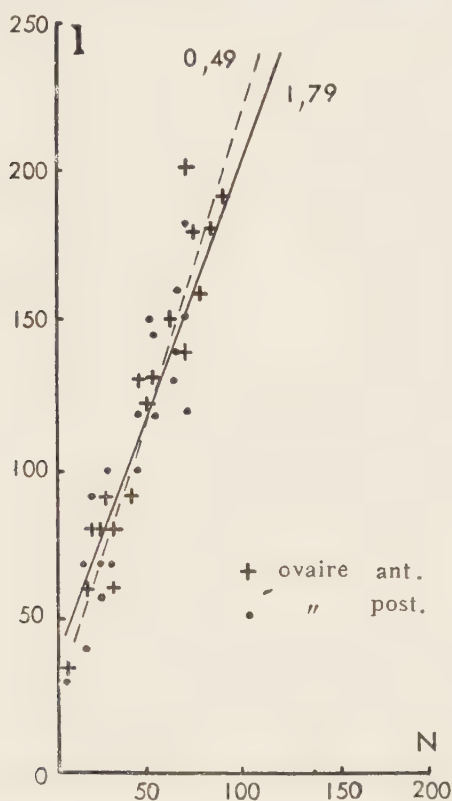


FIG. 26. — *Rhabditis maupasi* femelle.
N. nombre de cellules ; l. longueur des ovaires, en microns.

Le calcul du coefficient de corrélation r fournit une valeur égale à 0,93. Les pentes des droites de régression sont respectivement :

$$b_{y/x} = 1,79 \text{ et } \frac{1}{b_{x/y}} = \frac{1}{0,49} = 2,04.$$

Ces valeurs sont voisines de celles obtenues à propos du testicule ; les corrélations sont identiques dans les deux sexes.

— Résultats obtenus avec les ovotestis :

J'ai étudié 19 hermaphrodites (fig. 27).

On voit immédiatement que le diagramme de dispersion comporte deux régions :

Dans la première région, la valeur de r atteint 0,86 ; elle est relativement peu élevée, mais elle permet quand même d'estimer que la fonction $l = f(N)$ est linéaire. Les droites de régression ont pour pente :

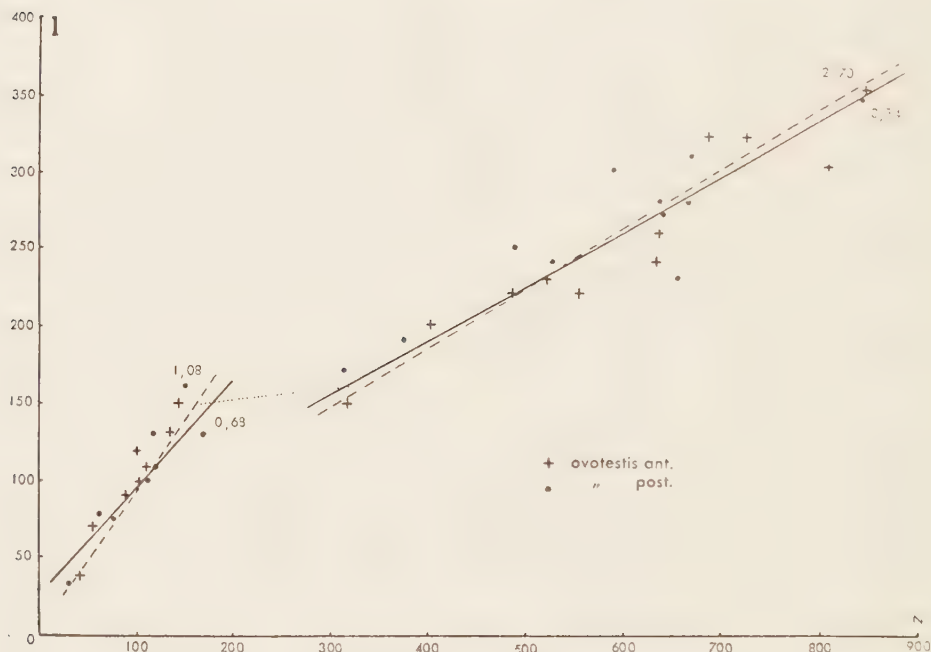


FIG. 27. — *Caenorhabditis elegans*.
N, nombre de cellules ; l, longueur des ovotestis, en microns.

$$b_{y/x} = 0.68 \text{ et } \frac{1}{b_{x/y}} = \frac{1}{1.08} = 0.92$$

Il est difficile de fournir une estimation correcte du rapport de proportionnalité k , en raison de l'écart qui sépare les droites de régression. Cependant, les valeurs de leurs pentes sont manifestement différentes de celles obtenues à propos de l'étude du testicule et des ovaires.

Dans la deuxième région r est égal à 0,94 ; la corrélation entre l et N apparaît donc plus étroite que précédemment. Ceci tient au fait que le calcul de r porte sur un nombre plus élevé d'échantillons. Quoi qu'il

en soit, il existe un nouveau rapport de proportionnalité, différent du premier. En effet, les pentes des droites de régression sont :

$$b_{y;x} = 0.34 \text{ et } \frac{1}{b_{x;y}} = \frac{1}{2.70} = 0.37$$

La valeur de ce nouveau rapport est environ deux fois moins élevée que celle du rapport précédent : elle est *a fortiori* très différente de celle fournie par les gonades de *Rhabditis maupasi*.

C'est une véritable *discontinuité* qui se manifeste quand on étudie la corrélation des deux variables *l* et *N* chez *Caenorhabditis elegans*, elle se traduit par une diminution très importante de la valeur du coefficient de proportionnalité *k*, estimée en étudiant les larves les plus jeunes. Cette discontinuité résulte d'une augmentation du simple au double du nombre des cellules contenues dans chacun des ovotestis alors que par ailleurs la longueur de ceux-ci ne s'accroît pas dans des proportions identiques.

L'observation de cette discontinuité jointe au fait qu'on n'observe rien d'analogue dans le testicule et les ovaires de *Rhabditis maupasi* permet d'avancer, dès à présent, que ce phénomène doit certainement être en relation avec le virage des ovotestis.

Ce phénomène se déroule chez les larves dont l'âge peut être estimé à 2-4 jours.

CHAPITRE IV.

LA DISTRIBUTION DES CELLULES GERMINALES

Au cours du développement des gonades les cellules germinales se placent les unes par rapport aux autres et à chaque instant leur mode de distribution se modifie : en même temps, la structure nucléaire de chacune d'elles traduit son degré d'évolution entre le stade où, à l'état de « gonie », elle est encore indifférenciée, jusqu'au moment où elle se transforme en gamète mûr.

L'étude de la distribution des cellules germinales au cours de la genèse des gonades doit donc permettre de savoir comment se réalise

progressivement une topographie dont on connaît déjà la physionomie dans les glandes adultes (NIGON, 1949). Les différents stades nucléaires que les cellules franchissent sont, dans une recherche de ce genre, d'un très grand intérêt : ils fournissent des *points de repère* permettant de grouper un certain nombre de cellules dans un même ensemble où l'on peut estimer qu'elles sont dans des états d'évolution assez voisins.

Il convient donc d'abord de définir ces stades.

— *Cytologie des structures nucléaires* :

Les structures de la chromatine ont toutes été étudiées en utilisant la technique de Feulgen-Rossenbeck. La signification de ces structures a été longuement discutée à propos de la prophase ovogénétique chez *Caenorhabditis elegans* (NIGON et BRUN, 1955) ; à cette occasion, ces auteurs fournissent les descriptions des stades nucléaires. Je me bornerai donc à en rappeler l'essentiel en précisant toutefois que les structures qui permettent de distinguer ces stades sont, à quelques détails près, analogues dans les deux espèces étudiées ici.

Au niveau du germigène, on observe dans les noyaux une chromatine grumeleuse ; le dénombrement des chromosomes est possible quand on trouve des figures de mitose, mais celles-ci sont assez rarement visibles.

En début de prophase méiotique, la chromatine se rassemble à l'un des pôles des noyaux ; elle y est assez fortement condensée et cet aspect dénote le stade *synapsis*. La région où sont contenues les cellules s'engageant en prophase est suivie d'une autre dans laquelle les noyaux ont des chromosomes qui forment des anses assez épaisses ; le nombre des chromosomes correspond au nombre haploïde de l'espèce, les noyaux sont au stade *pachytène*. Ce stade disparaît en même temps que la chromatine devient ténue et difficilement visible ; le stade où elle présente cet aspect est diffus (NIGON et BRUN, 1955), c'est l'*interphase postsyndétique*.

Enfin, précédant les figures des mitoses de maturation, on voit apparaître les structures de la *diacinèse* ; les chromosomes sont assez fortement condensés, ils ont l'aspect de bâtonnets reliés par leurs extrémités donnant ainsi des boucles ou des anneaux et parfois les images classiques des tétrades en forme de croix. La condensation des chromosomes se poursuit ensuite et les *geminis* apparaissent.

La distinction de *limites* entre ces différents stades permet de sub-

diviser chaque gonade en un certain nombre de zones où toutes les cellules évoluent au même stade. Cette distinction n'a évidemment rien d'absolu car le passage d'un stade au suivant ne s'effectue pas en même temps dans toutes les cellules d'un même lot, à son niveau on observe toujours un mélange plus ou moins important des deux

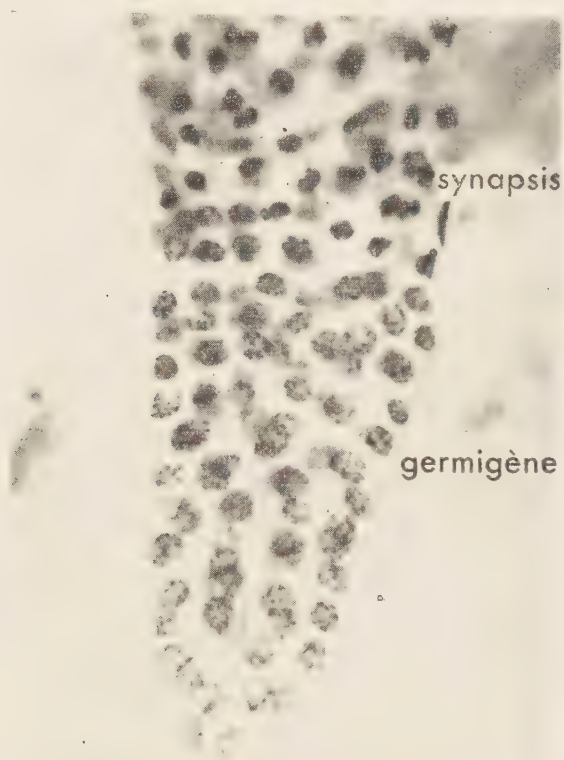


FIG. 28. — Passage du germigène au synapsis.
Frottis d'un ovaire de *Rhabditis maupasi* (Sublimé acétique, Feulgen).

types de structures successives (fig. 28). Mais cet inconvénient n'est guère gênant quand on utilise, comme je l'ai fait, des coupes transversales de faible épaisseur. On peut simplement trouver dans ces préparations quelques cellules dont le stade nucléaire est différent de celui qu'on observe dans la totalité des autres et leur distinction se fait sans difficulté.

I. — La succession des stades nucléaires.

Quelques précisions terminologiques sont d'abord nécessaires.

Chez *Rhabditis maupasi* le germigène contient des ovogonies ou des spermatogonies, selon le sexe de l'animal considéré ; dans les ovotestis

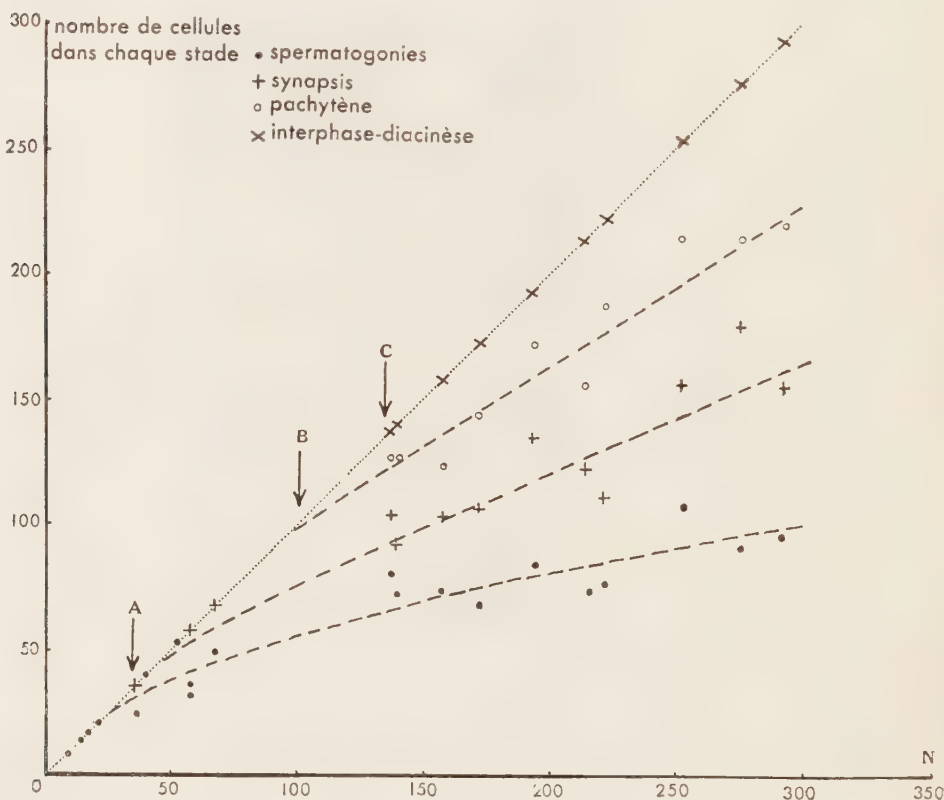


FIG. 29. — *Rhabditis maupasi* mâle.
Répartition des cellules contenues dans chacun des stades nucléaires.

N, nombre total de cellules germinales.

En ordonnées sont portés, entre deux points successifs, les nombres de cellules contenues dans chaque stade.

de *Caenorhabditis elegans* il renferme des gonies dont un certain nombre seront à l'origine de la lignée mâle alors que toutes les autres fourniront la lignée femelle.

Dans les gonades de l'espèce gonochorique, ce sont des ovocytes ou des spermatocytes qui évoluent au sein du vitellogène ; dans les ovotestis, ce sont des gonocytes.

Pour la commodité de l'exposé, j'utiliserai aussi les termes de gonies et de gonocytes chaque fois qu'il me faudra parler des cellules germinales sans être obligé d'en préciser le sexe.

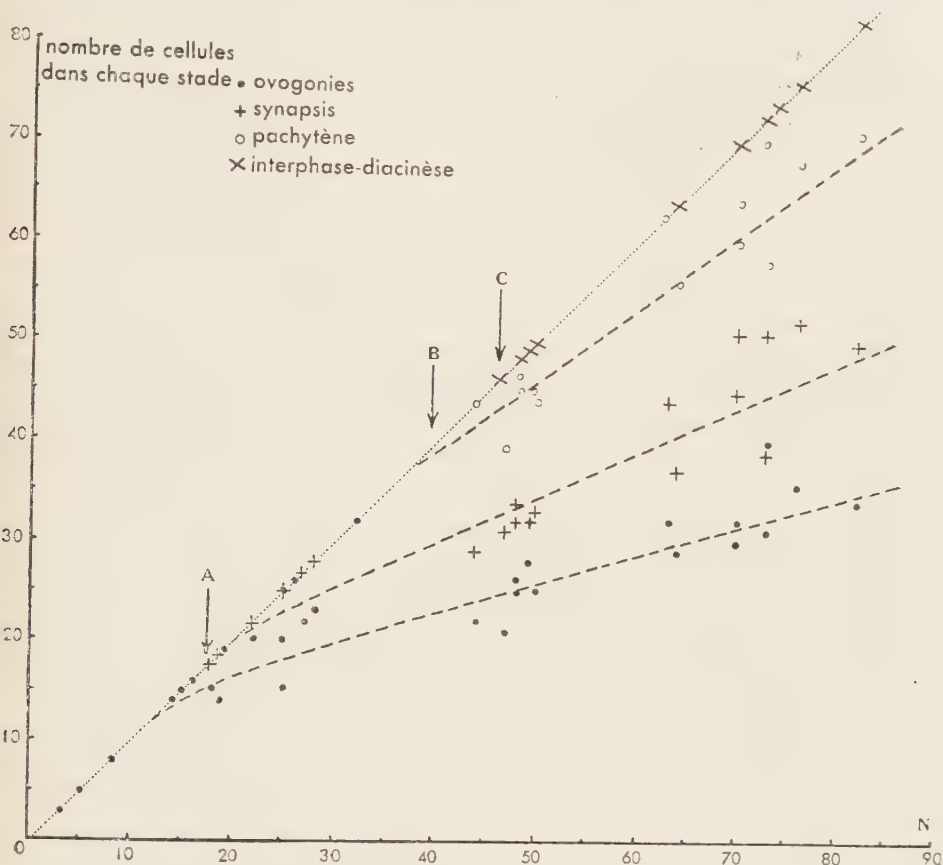


FIG. 20. — *Rhabditis maupasi* femelle.
Répartition des cellules contenues dans chacun des stades nucléaires
(mêmes axes de coordonnées que sur la figure 29).

A. — ÉTUDE PRÉLIMINAIRE.

Dans les gonades mûres on voit une succession dans la distribution des stades ; celle-ci résulte d'une succession dans l'apparition des mêmes stades au cours de l'organogenèse.

Au début du développement les gonades ne montrent que des gonies ; puis on voit apparaître les premiers gonocytes à noyau synapsis.

Pendant un certain temps, on ne peut repérer que ces deux types de cellules ; ensuite viendront les premières structures du pachytène... et ainsi de suite jusqu'au moment où les premières divisions de maturation témoigneront que les gonades vont bientôt fournir leurs gamètes.

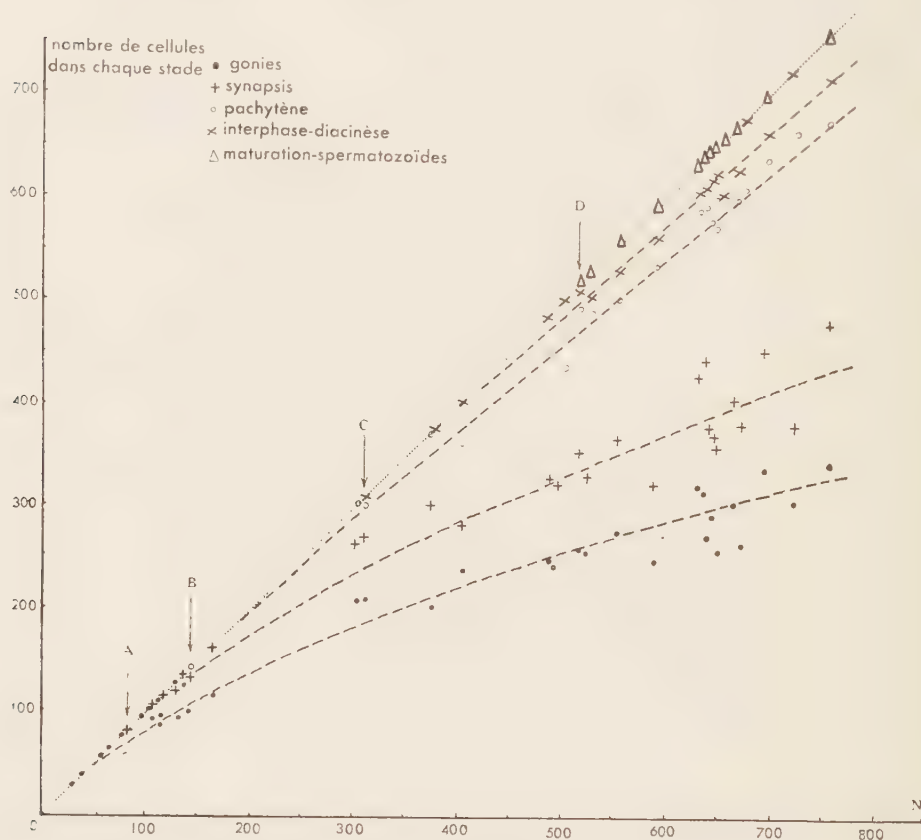


FIG. 31. — *Caenorhabditis elegans*.

Répartition des cellules contenues dans chacun des stades nucléaires.
(mêmes axes de coordonnées que sur les figures 29 et 30).

On peut avoir une première idée de la succession dans la distribution des cellules germinales pendant l'organogenèse en utilisant deux axes de coordonnées à partir desquels on placera un certain nombre de points de la manière suivante (fig. 29, 30 et 31).

L'axe des abscisses permet de noter le nombre total N de cellules contenues dans chaque gonade ; en ordonnées, on porte successivement pour chacune d'elles un nombre de points correspondant au nombre

de stades visibles ; l'intervalle séparant deux points successifs, pour une même gonade, donne le nombre de cellules contenues entre les limites d'un même stade.

Chez *Rhabditis maupasi*, aussi bien chez les mâles (fig. 29) que chez les femelles (fig. 30), on note en A, B et C les apparitions du synapsis, du pachytène et de la diacinèse.

Chez *Caenorhabditis elegans*, on indique l'apparition des mêmes stades et, en outre, puisque les spermatozoïdes se forment le plus souvent avant que le premier œuf mûrisse, on ajoute en D la naissance des premiers gamètes mâles (fig. 31).

Ces trois diagrammes présentent des analogies.

Il apparaît que le nombre des cellules contenues dans un stade déterminé doit être proportionnel au nombre des cellules du stade qui précède.

Il y aurait, par exemple, un rapport constant entre le nombre des gonocytes au synapsis et celui des gonies ; il y aurait aussi un rapport de valeur différente de celle du précédent, mais constant lui aussi, entre le nombre des gonocytes au pachytène et le nombre des gonocytes au synapsis..., etc.

Dans cette éventualité, on pense à la réalisation d'équilibres dans la distribution les unes par rapport aux autres des différentes catégories de cellules, chacune de ces catégories étant définie par un stade nucléaire. Le jeu de ces équilibres doit entraîner une certaine stabilité dynamique dans le fonctionnement des gonades en voie de développement.

C'est pour vérifier cette manière de voir qu'il est désormais nécessaire de faire une étude quantitative précise des modes de distribution des cellules germinales.

B. — DISTRIBUTION DES CELLULES DANS LE GERMIGÈNE ET LE VITELLOGÈNE.

Pour chacun des sexes, le même mode de représentation graphique est utilisé (fig. 32, 33 et 34) : en abscisses on porte le nombre total N de cellules contenues dans les gonades, en ordonnées le nombre n de cellules contenues *uniquement* dans le vitellogène.

— Résultats obtenus dans l'espèce gonochorique :

Chez les mâles, j'ai dénombré les cellules dans 21 testicules (fig. 32)

Avant l'apparition des premiers spermatocytes à noyau synapsis

les points s'alignent sur l'axe des abscisses ; les testicules ne contiennent encore que des spermatogonies. Après la formation des premiers spermatocytes s'engageant en prophase on constate que le nombre des spermatocytes demeure d'abord inférieur à la moitié du nombre total N des cellules, puis atteint cette proportion et ensuite la dépasse. Il suffit de voir comment se placent les points par rapport à la droite OA de pente 0,5.

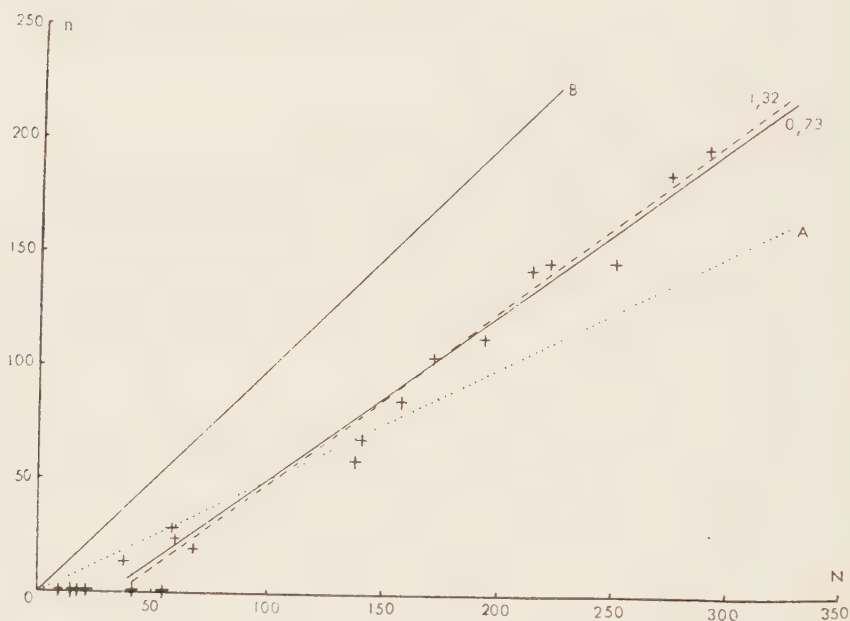


FIG. 32. — *Rhabditis maupasi* mâle.
 N , nombre total de cellules contenues dans le testicule
 n , nombre de spermatocytes.

On voit que les points s'alignent de telle manière qu'on doit rechercher si une corrélation entre les deux variables n et N peut se traduire par une fonction linéaire.

C'est effectivement le cas ; le coefficient de corrélation atteint en effet 0,98.

La construction des droites figuratives, obtenues à partir des valeurs des coefficients de régression $b_{y/x} = 0,73$ et $b_{x/y} = 1,32$, montre que le nombre des spermatocytes prenant naissance à partir de spermatogonies nouvellement formées ne représente jamais qu'une fraction de ces nouvelles cellules. En effet, si x spermatocytes apparaissent

dans le vitellogène quand x nouvelles spermatogonies naissent dans le germigène, les points s'aligneraient sur une droite inclinée à 45° sur les deux axes de coordonnées. Or les pentes des droites de régression sont ici inférieures à la pente de valeur 1 de cette droite hypothétique qui serait parallèle à la direction OB de la figure 32.

En d'autres termes, la multiplication des spermatogonies est plus rapide que l'entrée en méiose. On comprend ainsi que le nombre des spermatogonies aille constamment en croissant (fig. 29).

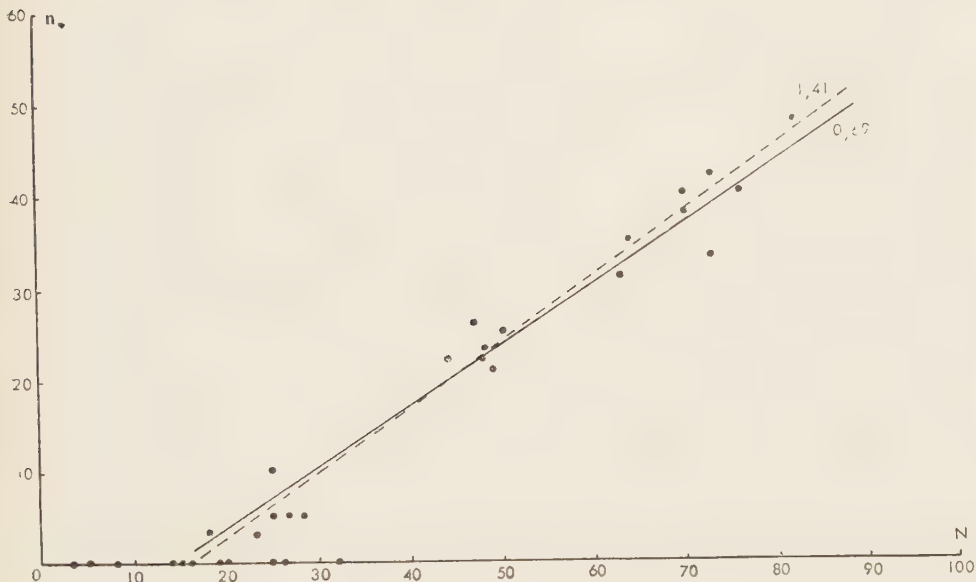


FIG. 33. — *Rhabditis maupasi* femelle.
N, nombre total de cellules contenues dans les ovaires ;
n, nombre d'ovocytes contenus dans le vitellogène.

Sans commettre d'erreur grossière, on peut estimer que le nombre des nouveaux spermatocytes représente constamment à peu près 70 à 75 % des cellules nouvellement apparues.

Chez les femelles de *Rhabditis maupasi*, j'ai étudié 31 ovaires (fig. 33).

Les interprétations formulées à propos du testicule demeurent ici entièrement valables. Le nombre des ovocytes apparaissant dans le vitellogène ne représente constamment que 70 % environ des nouvelles ovogonies.

— Résultats fournis par les hermaphrodites :

J'ai dénombré les cellules dans 38 ovotestis (fig. 34).

Les conclusions auxquelles on aboutit sont les mêmes qu'au sujet de l'espèce gonochorique.

Il se forme moins de gonocytes qu'il n'apparaît de nouvelles gonies, et ceci dans une proportion de 60 à 65 %.

En définitive, quel que soit le sexe de la gonade, le taux de pro-

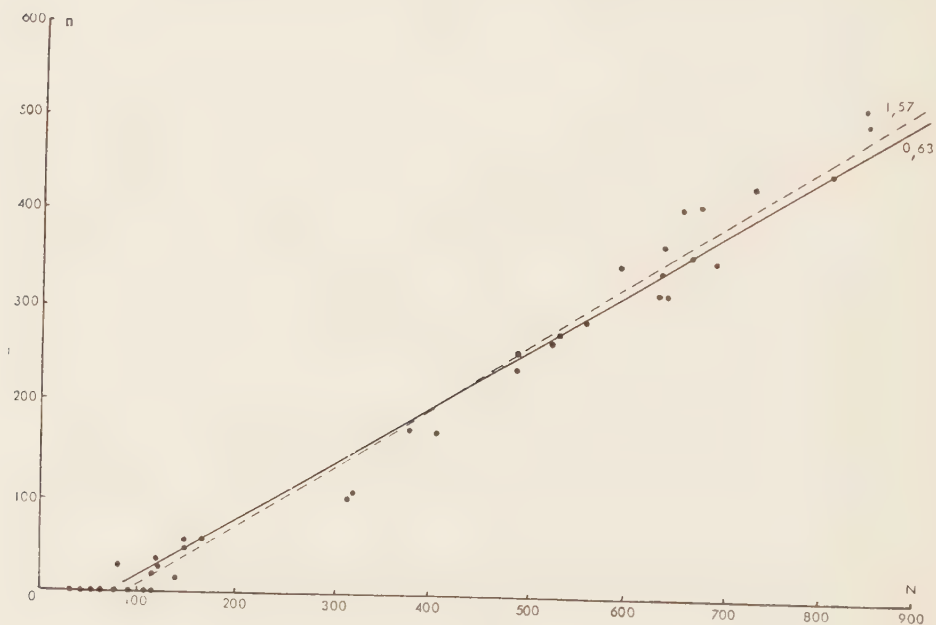


FIG. 34. — *Caenorhabditis elegans*.
N. nombre total de cellules contenues dans les ovotestis :
n. nombre de cellules contenues dans le vitellogène.

duction des gonies demeure toujours régulièrement supérieur au taux de formation des gonocytes. Ce résultat est très important car il traduit l'établissement puis le maintien d'un équilibre dynamique au niveau du terme de passage des cellules du germigène au vitellogène.

C. — DISTRIBUTION DES CELLULES AU COURS DE LA PROPHASE MÉIOTIQUE.

Le nombre des cellules contenues dans chaque stade de la prophase méiotique dépend du degré d'évolution que les gonades ont atteint.

On peut étudier la distribution des gonocytes dans le vitellogène en utilisant les relations :

$$Y = f(X) \text{ et } Z = f(Y).$$

Dans ces relations on adopte les conventions suivantes :

X = nombre de cellules comptées dans la gonade à partir du stade synapsis.

Y = gonocytes dénombrés à partir du stade pachytène.

Z = nombre de gonocytes évoluant en interphase et en diacinèse.

Chacune des deux fonctions précédentes fournit la possibilité de connaître les augmentations relatives du taux des cellules progressant à partir de limites choisies dans le vitellogène.

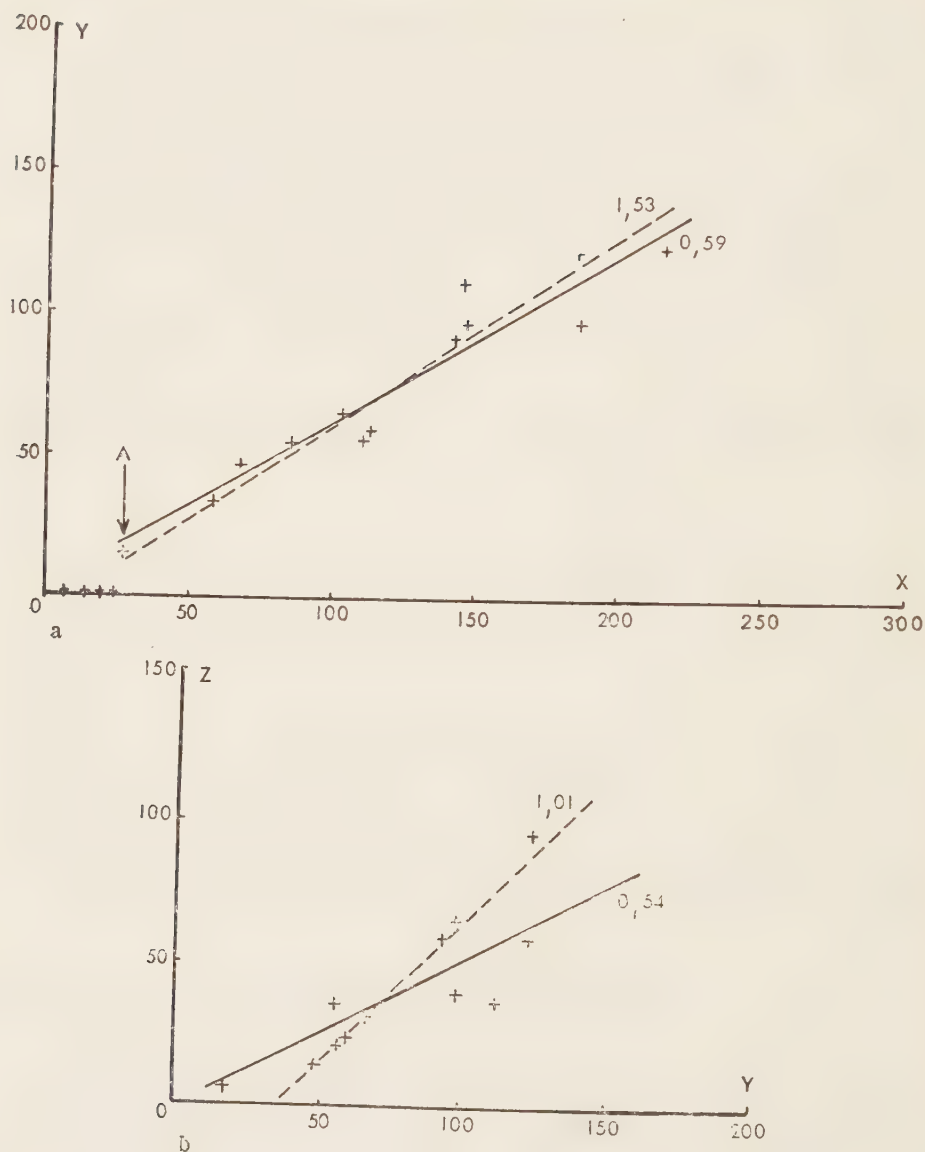
— Résultats obtenus dans l'espèce gonochorique :

Chez les mâles, avant l'apparition des premiers noyaux au stade pachytène (A, fig. 35, *a*), le vitellogène contient naturellement 100 % de spermatocytes à noyau synapsis. Les points s'alignent sur l'axe des abscisses.

Ensuite, les points se répartissent de telle manière qu'on doit connaître la valeur de la corrélation entre les variables ; cette corrélation est étroite puisque r atteint 0,95. Par conséquent, le nombre des spermatocytes qui évoluent à partir du stade pachytène croît linéairement en fonction du nombre des spermatocytes qui progressent à partir du synapsis.

Après avoir tracé les droites figuratives ($b_{y/x} = 0,59$ et $b_{x/y} = 1,53$), on voit que sur x cellules nouvelles entrant dans le synapsis, une fraction seulement de celles-ci progresse ensuite du début du pachytène au début de la maturation. En effet, les pentes des droites figuratives sont inférieures à la valeur unité qui témoignerait d'une évolution en nombre égal des cellules à partir de chacun des stades précédents.

En d'autres termes, le passage des cellules du germigène au vitellogène se fait plus rapidement que le passage des spermatocytes du synapsis au pachytène. On peut estimer que 50 à 60 % seulement des nouveaux spermatocytes évoluent du pachytène à la maturation. Il en résulte une augmentation continue du nombre des spermatocytes contenus entre les limites du stade synapsis. C'est ce qui apparaissait sur la figure 29.

FIG. 35. — *Rhabditis maupasi* mâle.

X = nombre de cellules comptées à partir du début du stade synapsis.
 Y = " " " " " " " " pachytène.
 Z = " " " évoluant à l'interphase et à la diacinèse.

Si l'on étudie la distribution des spermatocytes depuis le pachytène et celle des spermatocytes depuis l'interphase, on obtient le diagramme de la figure 35, b.

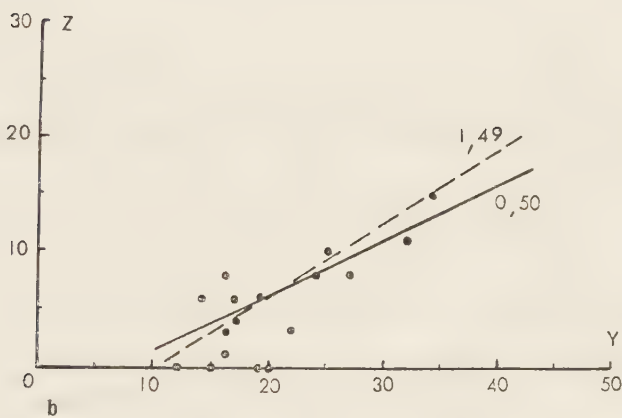
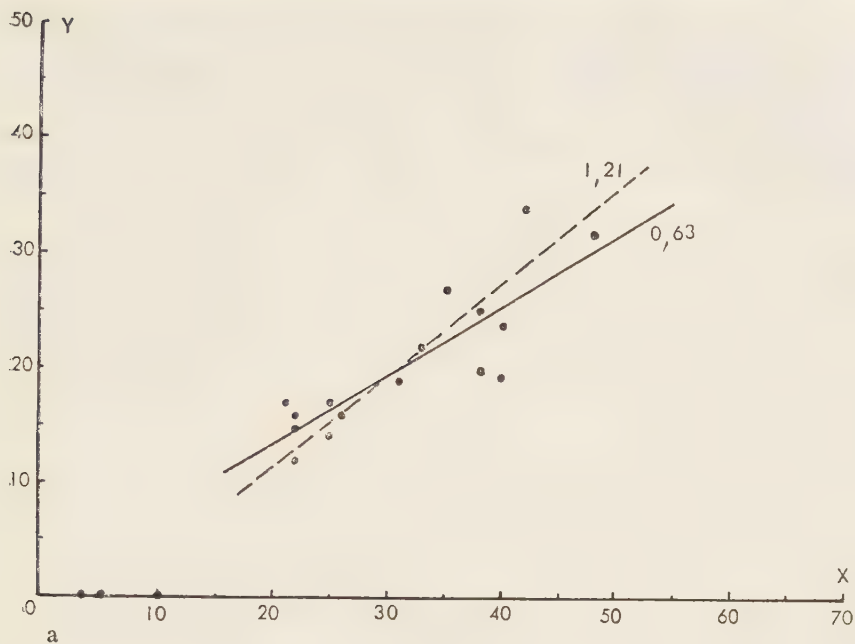


FIG. 36. — *Rhabditis maupasi* femelle.
(mêmes axes de coordonnées que sur la figure 35).

Bien que la dispersion des points soit assez importante ($r = 0,75$), on peut tracer les droites de régression ($b_{y/x} = 0,54$ et $b_{x/y} = 1,01$) et, sans erreur grossière, formuler les mêmes interprétations que précé-

demment, ce qui revient à dire que le passage du pachytène à l'interphase se fait plus lentement que celui du synapsis au pachytène.

Chez les femelles (fig. 36, *a* et *b*), on aboutit à des conclusions identiques : le passage des ovocytes d'un stade au suivant se fait de moins en moins rapidement.

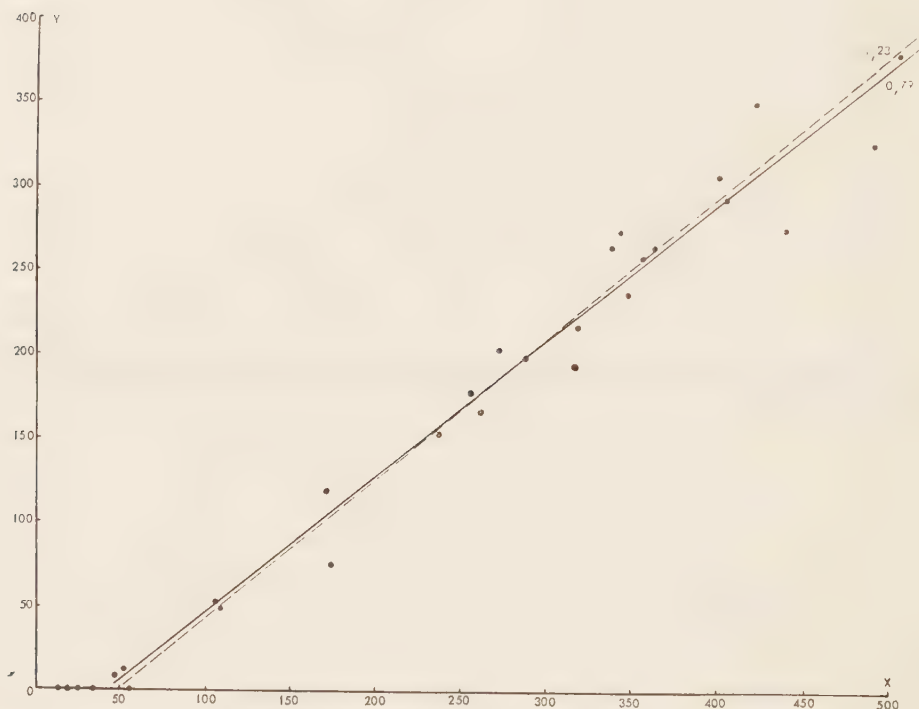


FIG. 37. — *Caenorhabditis elegans*.
 X = nombre de cellules comptées à partir du stade synapsis.
 Y = nombre de cellules comptées à partir du stade pachytène.

— Résultats fournis par l'étude des ovotestis :

L'interprétation de la figure 37 conduit aux mêmes conclusions qu'à propos de l'espèce gonochorique : r atteint 0.99 et les coefficients de régression ont pour valeur :

$$b_{y/x} = 0,79 \text{ et } b_{x/y} = 1,23$$

Par contre, la figure 38 donne lieu à un commentaire différent : en effet les points se dispersent dans deux régions.

Dans la première région, une corrélation existe entre le nombre

des gonocytes ayant atteint l'interphase et le nombre de ceux qui ont quitté le synapsis. Cette corrélation où $r = 0,86$ montre que le nombre des gonocytes, à partir de l'interphase, ne représente constamment que 30 % environ du nombre des gonocytes qui évoluent depuis le début du pachytène ($b_{y/x} = 0,28$ et $b_{x/y} = 2,62$).

Dans la deuxième région, le nombre des cellules contenues dans le vitellogène à partir du stade pachytène augmente constamment sans que, par ailleurs, le nombre des cellules comptées à partir de l'interphase se trouve modifié suivant un taux appréciable. Par conséquent, à partir du point D, toute corrélation entre Z et Y disparaît ; quel que

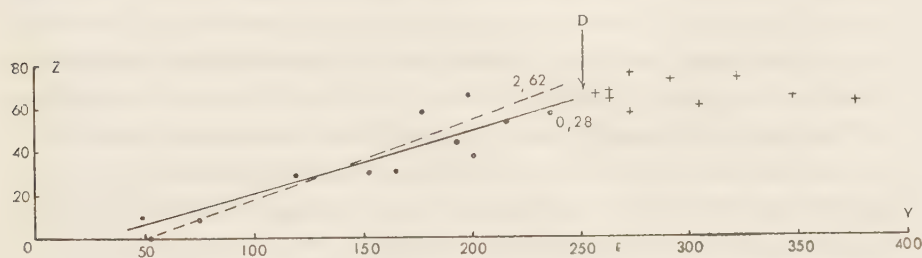


FIG. 38. — *Caenorhabditis elegans*.

Y = nombre de cellules comptées à partir du stade pachytène ;

Z = nombre de cellules à l'interphase et en diacinèse.

soit le nombre des cellules contenues au sein des gonades, le nombre des cellules mûres ou à la veille de l'être, reste inchangé. Les points de cette région sont fournis par des dénombrements effectués dans des ovotestis à la veille ou l'avant-veille de leur maturité ; ces dénombrements portent sur les gonocytes mâles qu'on reconnaît sans difficulté en observant leur structure nucléaire décrite par NIGON (1949) et sur des spermatozoïdes mûrs. Par conséquent, la discontinuité observée en D témoigne tout simplement de la maturation de la lignée mâle. Cette maturation s'accompagne, sinon d'un blocage, du moins d'un ralentissement dans la cadence d'apparition des gonocytes qui suivent, lesquels sont déjà de très grosse taille et fourniront les premiers ovocytes mûrs. Le ralentissement en question apparaît très bien si l'on tient compte de la faible valeur des pentes des droites de régression.

On retrouve donc, à propos de *Caenorhabditis elegans*, des résultats très comparables à ceux qui ont été obtenus chez *Rhabditis maupasi*. A chaque passage d'un stade nucléaire à l'autre, une fraction seulement

— et toujours la même — des gonocytes quitte une zone de la gonade pour s'engager dans la suivante. Il en résulte que si le nombre des gonocytes contenus dans les limites d'une zone déterminée augmente constamment, le nombre des gonocytes les plus âgés ne représente quand même qu'un effectif réduit par rapport à celui des gonies dont ils sont issus. A titre d'exemple, chez une femelle de *Rhabditis maupasi*, compte tenu des pourcentages successifs (70 %, 65 %, 50 %) on aurait théoriquement 20 à 25 ovocytes seulement en diacinèse sur les 100 ovogonies primitives.

Ces résultats expliquent le fait que signalait déjà NIGON (1949) : « Dès le début de la reproduction l'ovaire contient ainsi des ovogonies en nombre supérieur à celui des ovocytes qui seront pondus par la suite. »

Ce phénomène est très général, mais le plus souvent la structure des glandes génitales ne permet pas d'en faire une analyse précise. La disposition particulièrement favorable des cellules germinales dans les gonades tubulaires des Nématodes conduit à en fournir une explication détaillée. Il est possible que celle-ci s'applique aussi à d'autres glandes génitales, au passage des gonocytes d'une structure nucléaire à la suivante.

Les analogies dans la distribution des cellules ne sont cependant pas absolues dans les deux espèces. La discontinuité observée (D, fig. 38) résulte d'une distribution particulière des cellules germinales mâles, propre aux gonades hermaphrodites, puisque rien d'analogue n'apparaît sur les diagrammes *b* des figures 35 et 36. Cette discontinuité traduit qu'à un moment donné la distribution des cellules mâles obéit à des règles différentes de celles auxquelles est soumise la distribution des ovocytes. En d'autres termes, la lignée mâle a subi une croissance différente de celle de la lignée femelle. Ce résultat recoupe les interprétations déjà formulées par NIGON (1949).

En résumé, tous ces résultats témoignent que les gonades sont constamment en état d'équilibre dynamique au cours de leur formation. Chaque zone des gonades obéit à une certaine loi qui fait dépendre l'état de la zone au temps t , de son état au temps $t - \theta$.

Les glandes sont le siège de dynamismes locaux dont la réalisation normale conduit à une topographie que l'examen des gonades adultes fournit sans difficultés.

II. — Étude d'un ovotestis anormal (consulter la figure 39).

Chez un hermaphrodite adulte j'ai observé de nombreuses anomalies *n'affectant que l'ovotestis postérieur* ; elles portent sur la distribution topographique des cellules germinales, sur la configuration des structures de la chromatine dans le noyau de certains gonocytes et se traduisent aussi par l'absence totale de spermatozoïdes.

La longueur de chacune des gonades est sensiblement la même : depuis le cul-de-sac jusqu'à la partie distale l'ovotestis antérieur mesure 320 μ , son opposé 350 μ ; le développement de chaque tube génital s'est donc opéré d'une manière identique.

La répartition des stades nucléaires dans l'ovotestis antérieur est absolument analogue à celle qu'on observe dans la plupart des gonades mûres. J'ai dénombré 172 spermatozoïdes environ.

Le germigène de l'ovotestis postérieur occupe une longueur de 180 à 200 μ ; il est beaucoup plus long que celui de l'ovotestis antérieur qui n'atteint que 60 μ environ. En outre, le nombre des cellules contenues dans le premier est considérable et, *mélangés aux gonies*, on observe des gonocytes à noyaux synapsis ou pachytène *indiscutablement nets*, en nombre peu élevé toutefois. Le cul-de-sac en particulier contient lui-même des cellules au stade pachytène : elles y sont groupées les unes à côté des autres.

Il ne peut y avoir aucun doute sur la bonne ordonnance de mes coupes sériées car, sur les mêmes préparations, deux autres animaux peuvent être analysés de bout en bout et leur examen montre une succession absolument normale des stades nucléaires dans leurs gonades.

Les régions contenant les cellules aux stades synapsis et pachytène paraissent normales ; on n'y voit pas de gonocytes à un stade différent. Par contre, dans la région où habituellement on ne trouve que des cellules à noyau diacinétique, on observe, mélangées à celles-ci, de nombreuses autres évoluant encore au stade pachytène. En outre, les noyaux en diacinèse présentent tous des structures aberrantes : le nombre des chromosomes est normal ($2n = 12$), mais les gemini ne se sont pas formées, ce sont des univalents plus ou moins dispersés qu'on observe dans chacun des noyaux.

De toutes ces anomalies, je retiendrai la configuration inhabituelle de la gonade et l'absence de spermatozoïdes.

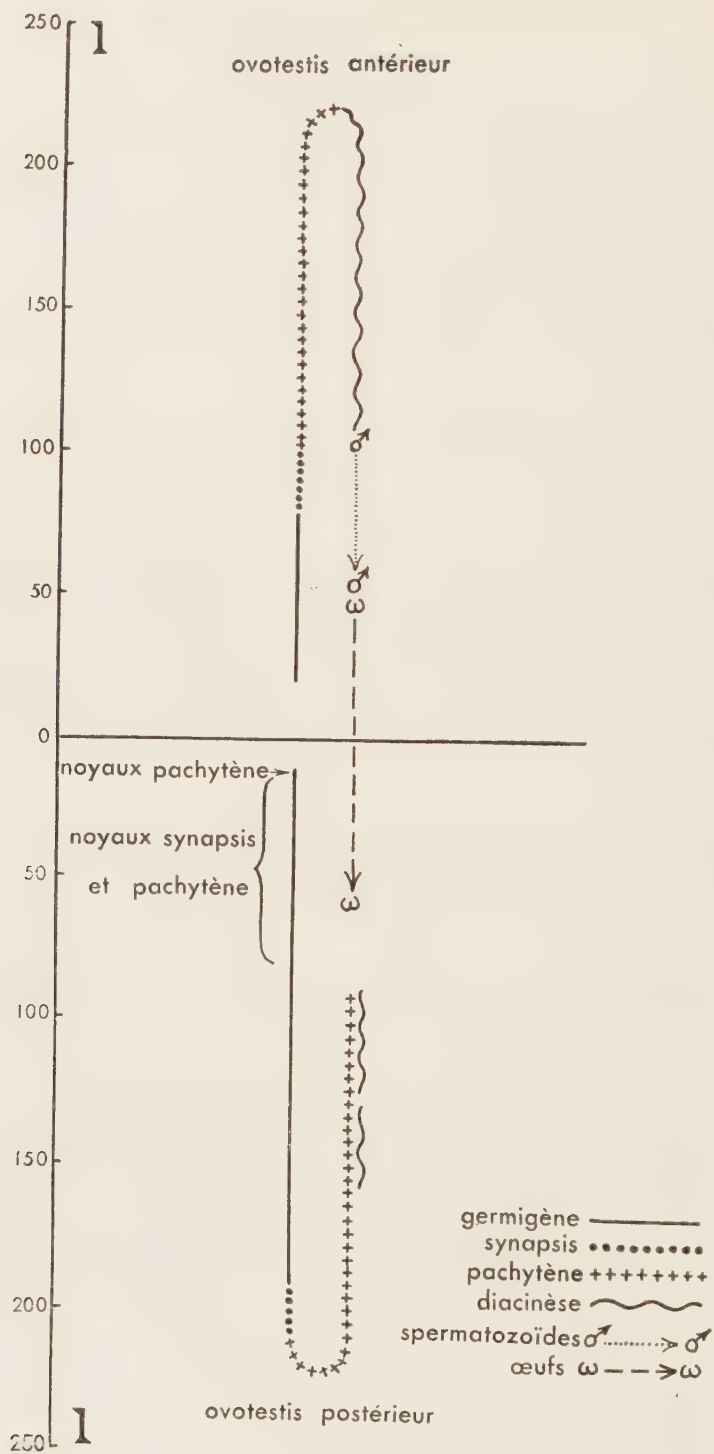


FIG. 39. — *Caenorhabditis elegans*.
Représentation schématique des deux ovotestis chez un adulte. L'ovotestis postérieur est anormal ;
l, longueurs, en microns.

Il est évident qu'une altération a modifié les relations normales des éléments topographiques au cours du développement de l'ovotestis, et s'est accompagnée ici de la non-formation des gamètes de la lignée mâle. On ignore quelles sont les causes qui sont à l'origine de cette altération. Mais nous savons qu'une disposition normale des cellules dans les ovotestis tient à des dynamismes régionalement différenciés de ces organes. Il y a eu trouble dans la réalisation de ces dynamismes régionaux, trouble dont les éléments sont pour l'instant difficiles à définir. Cependant il est assez peu probable que ce soit l'absence de spermatogenèse qui ait entraîné les perturbations des dynamismes ; la conclusion inverse est préférable, ce sont ces perturbations qui doivent être la cause de la non-apparition de la lignée mâle.

Cette manière de voir implique nécessairement la conception d'un lien étroit entre la différenciation régionale du dynamisme des gonades et la différenciation gamétique. Le souci d'en vérifier l'exactitude conduit tout naturellement à entreprendre une étude plus spécialement consacrée à l'espèce hermaphrodite.

CHAPITRE V.

L'HERMAPHRODISME CHEZ CAENORHABDITIS ELEGANS

Il est nécessaire de rappeler d'abord que certains auteurs ont insisté sur les rapports éventuels existant entre la position topographique qu'occupent les cellules sexuelles dans certaines glandes génitales et l'orientation du sexe des gamètes.

Ainsi ARTOM (1935) montre que chez les Mollusques hermaphrodites protandriques du genre *Valvata*, la partie des tubuli tournée vers la région corticale de la gonade fournit des ovocytes, alors que les spermatozoïdes apparaissent à l'opposé, dans la partie interne. Les observations de FURROW (1935-1936) sur *Valvata tricarinata* sont très similaires. Chez *Pecten irradians*, COE (1945) découvre que dans les premiers acini qui se développent au voisinage des conduits génitaux, les gonies indifférenciées s'orientent vers le sexe mâle ; celles qui évoluent au voisinage de la masse viscérale fourniront des ovocytes.

Chez le Mollusque pulmoné *Bulinus contortus*, DE LARAMBERGUE (1948) observe que les premiers gonocytes qui mûrissent sous forme de spermatozoïdes sont précocement libérés dans la cavité de la glande génitale ; ce phénomène s'accompagne de nombreuses cinèses goniales. Par contre, les gonocytes se maintenant au niveau des parois de la glande génitale entrent d'emblée en préméiose ovogénétique sans multiplication goniale préalable.

Pour LEGRAND et VANDEL (1948), chez les Isopodes terrestres, les gonades des individus des deux sexes sont initialement hermaphrodites et l'orientation sexuelle d'un gonocyte est liée à sa localisation à l'intérieur de l'ébauche génitale au début de la méiose ; les gonocytes émigrés dans la partie antérieure du tractus génital évoluent vers le sexe mâle et ceux qui restent dans le corps de la gonade donnent des ovules.

Chez les Nématodes libres enfin, on sait que dans les ovotestis des individus protandriques, les spermatozoïdes s'accumulent dans la région distale de la gonade, le plus généralement avant que le premier œuf mûrisse (NIGON, 1949). Ces observations jointes à celles des auteurs précités impliquent que la croissance des deux lignées ne s'effectue pas de manière identique. NIGON, dans son travail, a déjà commencé l'étude de ce problème, mais il écrit : « Le manque de précision des comparaisons que j'ai pu effectuer impose ici une limite à l'analyse : celle-ci pourra être poursuivie lorsqu'une étude quantitative de la cinématique cellulaire aura fourni des repères à la fois plus nombreux et plus précis. »

J'ai donc repris l'étude de la croissance des lignées sexuelles dans les ovotestis en effectuant cette analyse d'abord dans les gonades adultes et ensuite dans les glandes en voie de développement.

I. — La croissance des cellules germinales dans les gonades adultes.

Il n'est pas difficile, dans les élevages mixtes de *Caenorhabditis elegans*, de reconnaître les mâles adultes grâce à la présence de leurs spicules ; leur prélèvement se fait donc sans difficultés.

A. — CROISSANCE DES CELLULES SEXUELLES CHEZ LES HERMAPHRODITES.

La distribution des cellules sexuelles à l'âge adulte fournit l'ensemble des stades successifs de l'ovogenèse. On peut donc, en étudiant les

glandes génitales où apparaissent les premiers œufs. rechercher les modalités de croissance des ovocytes (fig. 40).

En effet, quand le premier œuf ω_0 a été pondu, l'ovocyte le plus âgé 0_1 qui le suit va mûrir. sera fécondé à son tour et viendra prendre la place

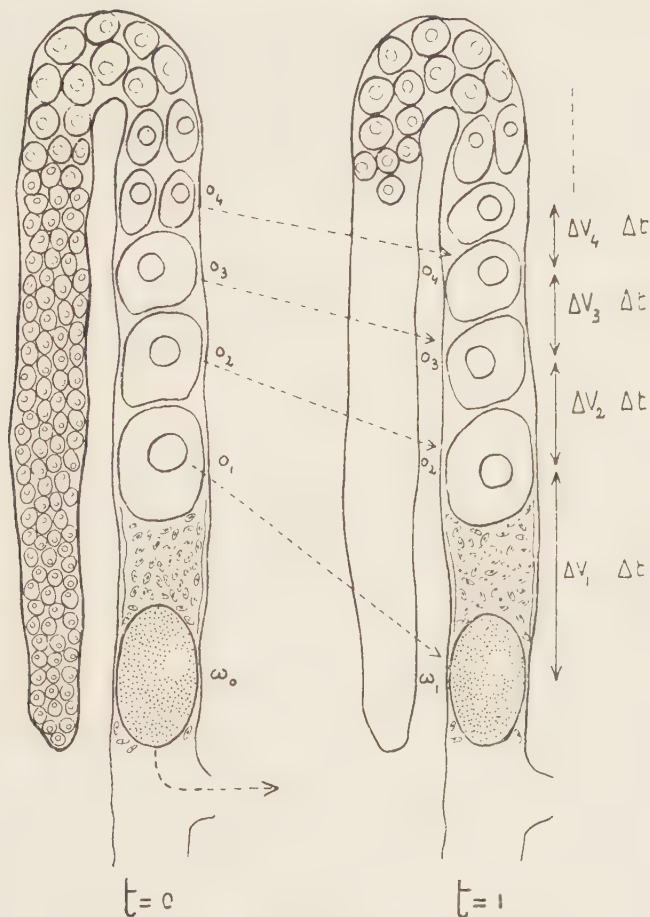


FIG. 40. — *Caenorhabditis elegans*.
Schémas de la distribution des ovocytes dans un ovotestis mûr.

de ω_0 . Par ailleurs 0_1 est remplacé par 0_2 , lui-même suivi de 0_3 qui prendra la place de 0_2 , et ainsi de suite.

Si l'on considère la glande à un instant donné, on peut supposer que le temps qui sépare la ponte de deux œufs successifs est constant. Par exemple au temps $t = 0$, la distribution comportera ω_0 suivi dans l'ordre de 0_1 puis de 0_2 , 0_3 ... Au temps $t = 1$, la distribution sera du

type ω_1 suivi de $0_2, 0_3, 0_4 \dots$. Si Δt désigne l'intervalle de temps séparant les pontes de ω_0 et ω_1 , cette valeur sera la même entre les pontes de ω_2 et ω_1 , de ω_3 et $\omega_2 \dots$

Pendant chaque intervalle de temps Δt pris comme unité, chacun des ovocytes aura subi un accroissement de volume $\Delta V_1, \Delta V_2, \Delta V_3, \dots$

Une étude de ce genre reprendrait donc une méthode analogue à celle qu'utilise JOLY (1945) dans son analyse du fonctionnement de l'ovaire au repos chez les Dytiscides et nous pourrions dire comme cet auteur : « *puisque l'ovaire ne subit que de faibles modifications... les différents ovocytes... retracent l'histoire du plus âgé d'entre eux* ».

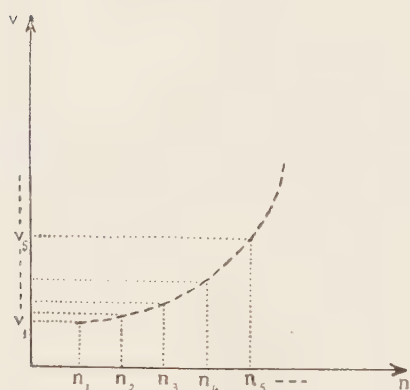


FIG. 41.

n , numéro d'ordre des cellules ;
 v , volume de chaque cellule.

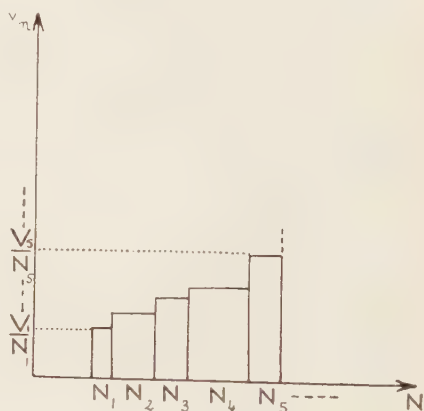


FIG. 42.

N , nombre total de cellules dans chaque coupe ;
 $v_m = \frac{v}{N}$ = volume cellulaire moyen.

En réalité, un tel procédé doit, ici, être modifié. En effet, si l'on peut par ce moyen établir — en fin d'ovogenèse — les courbes de croissance volumétrique des plus gros ovocytes en fonction du temps, ceci en raison même de leur disposition linéaire conforme au schéma précédent, il devient difficile de tracer ces courbes quand les ovocytes sont groupés les uns à côté des autres. Dans ces conditions, pendant un même laps de temps Δt , des lots comportant un nombre différent d'ovocytes subissent un certain accroissement de volume ; le nombre des ovocytes contenus dans chacun des lots augmente au fur et à mesure que ces ovocytes sont plus jeunes. On pourrait faire les mesures de volume sur des lots de 10, 20, ... 50 cellules, l'augmentation de volume de ces lots se faisant naturellement sur 10, 20, ..., 50 unités de temps.

Mais cette méthode exige que le débit de la ponte soit très régulier ; or ce n'est pas rigoureusement le cas (NIGON, 1949).

J'ai donc préféré une autre méthode de recherche dont voici l'exposé :

Supposons qu'une gonade présente toutes ses cellules disposées en file les unes derrière les autres ; nous pourrions tracer la courbe de croissance en portant en abscisses les numéros d'ordre des cellules : $n_1, n_2, n_3, n_4, \dots$ et en ordonnées les volumes $v_1, v_2, v_3, v_4, \dots$ de chacune d'elles (fig. 41). La réalité étant différente, on peut cependant tourner la difficulté puisque les mesures sont faites sur coupes transversales. En effet, chacune des coupes a un volume $V_1, V_2, V_3, V_4, \dots$ et contient un certain nombre de cellules : $N_1, N_2, N_3, N_4, \dots$. On pourra donc construire un histogramme de croissance en portant en abscisses les nombres N de cellules et en ordonnées les valeurs : $\frac{V_1}{N_1}, \frac{V_2}{N_2}, \frac{V_3}{N_3}, \frac{V_4}{N_4}, \dots = v_m$ (fig. 42). Ces valeurs représentent l'estimation du *volume cellulaire moyen* dans chaque tranche de gonade. J'en ai donné la signification au début de ce travail.

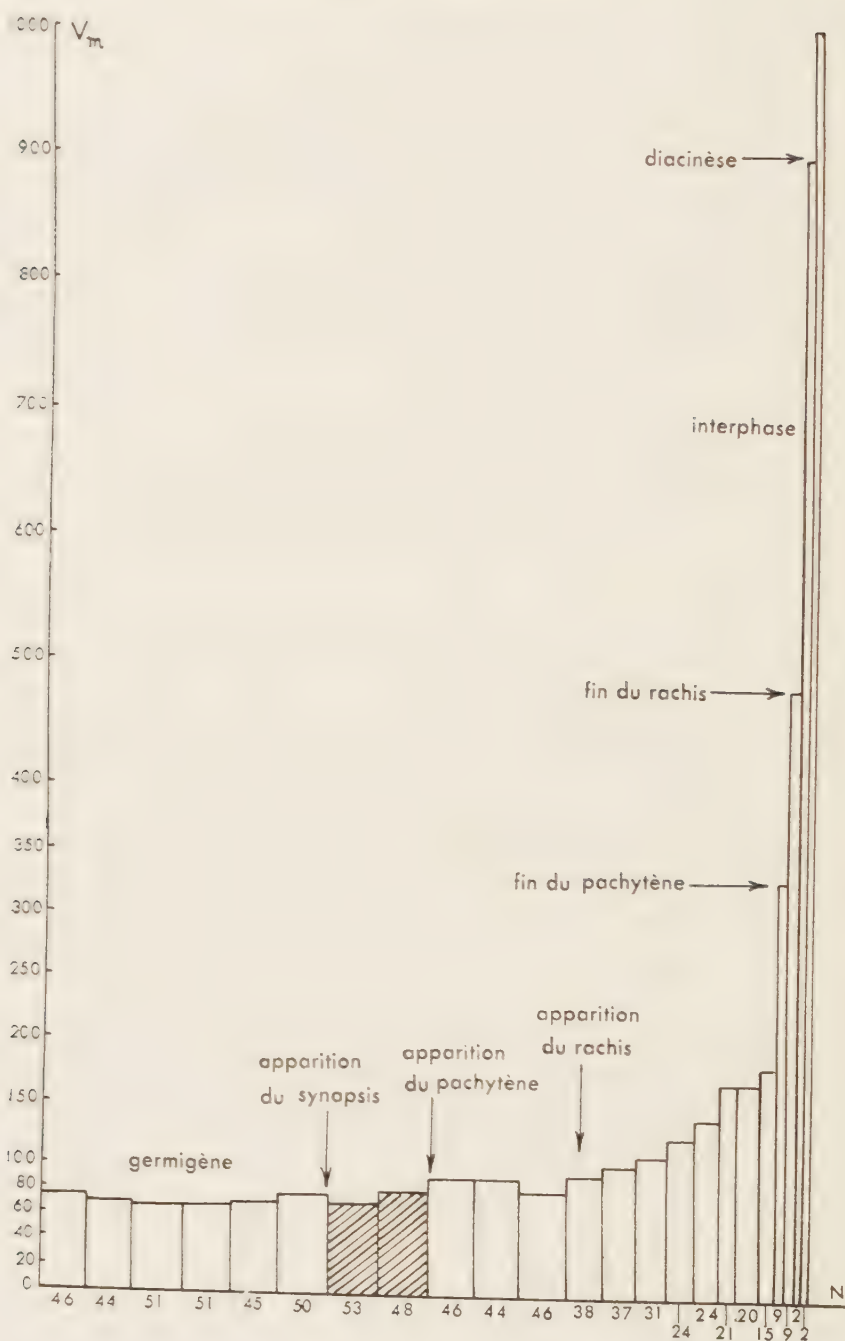
On aboutit de cette manière à une figuration de la croissance cellulaire applicable, *quel que soit le sexe, à tous les niveaux des glandes génitales.*

— Résultats :

L'allure la plus générale de la croissance volumétrique des ovocytes est fournie par l'exemple de la figure 43. Il s'agit ici de la gonade postérieure d'un animal âgé de 7 jours.

Au niveau du germigène, les ovogonies ont un volume dont la valeur moyenne se chiffre ici aux alentours de $70 \mu^3$. A partir du moment où les ovocytes s'engagent en prophase, leur volume croît lentement et régulièrement ; cette croissance se poursuit jusqu'au début d'une formation axiale interne, décrite au début de ce travail, et qu'on nomme le rachis. Au niveau du stade synapsis le volume des ovocytes est en moyenne de $80 \mu^3$; quand apparaît le rachis, il est passé à $90-100 \mu^3$ environ.

Dans toute la région où s'étend le rachis les ovocytes se disposent autour de lui ; d'une coupe à l'autre leur nombre diminue régulièrement et corrélativement leur volume moyen croît plus vite que précédemment ; à l'apparition du rachis le nombre des ovocytes par coupe est d'une quarantaine et leur volume individuel atteint $100 \mu^3$; quand le rachis s'estompe le nombre des ovocytes n'est plus que d'une dizaine mais leur volume est passé à $500 \mu^3$. Dès lors, après une courte interphase, les ovocytes s'engagent en diacinèse et leur volume atteint de 900 à $1000 \mu^3$. Finalement, les ovocytes les plus âgés se disposent en file les uns derrière les autres et immédiatement avant les divisions de maturation le volume de chaque cellule peut atteindre $10.000 \mu^3$.

FIG. 43. — *Caenorhabditis elegans*, hermaphrodite.

Histologie de la croissance des cellules germinales dans un ovotestis mûr; N : nombre de cellules dans chaque coupe; v_m : volume cellulaire moyen en microns cubes.

La croissance des cellules germinales se fait donc en deux temps : dans une première période cette croissance est relativement faible, elle se déroule du cul-de-sac ovogonial jusqu'au niveau de l'origine du rachis ; au cours de la deuxième période la croissance des ovocytes est d'autant plus importante qu'ils sont plus proches de leur maturation. Ce schéma correspond d'ailleurs à ce qu'on observe le plus habituellement au cours d'ovogénèses (MARZA, 1938 ; COLOMBO, 1955).

Cette étude peut être complétée par celle de la croissance du noyau par rapport à la cellule tout entière ; à ce propos, j'ai utilisé la relation $d = f(v)$, où d et v désignent le diamètre nucléaire moyen et le volume cellulaire moyen.

On pourra s'étonner du manque d'homogénéité de cette formule et objecter qu'une autre, faisant intervenir le volume nucléaire, eût été préférable. Mais les erreurs commises sur les mesures des diamètres peuvent être parfois importantes, en raison des faibles dimensions qu'ils présentent le plus souvent. Celles engendrées par le calcul des volumes à partir des diamètres seraient trop fréquemment inadmissibles. En outre, en supposant qu'on utilise le volume nucléaire, soit $v = kd^3$, son logarithme s'écrit : $\log. v = \log. k + 3 \log. d$; si l'on fait usage d'échelles logarithmiques — ce qui est le cas ici — l'utilisation du volume au lieu du diamètre ne représente qu'un changement d'échelle sur l'axe des ordonnées, tout en compliquant bien inutilement les calculs.

La figure 44 exprime, à titre d'exemple, les résultats obtenus avec les glandes génitales de deux hermaphrodites âgés de 7 jours ; elle rend compte de ce qu'on obtient le plus habituellement.

Les points représentatifs sont distribués dans deux régions : la première intéresse la totalité des ovogonies et des ovocytes à noyau synapsis et une partie seulement des ovocytes évoluant au stade pachytène. La corrélation entre les deux variables est étroite puisque $r = 0,91$. La seconde région comporte d'abord tous les ovocytes terminant leur évolution au pachytène, puis ceux qui croissent à l'interphase et en diacinèse. La corrélation est plus étroite que précédemment puisque r atteint 0,99.

Dans l'une et l'autre régions, il existe donc une croissance allométrique et chacune se traduit par une relation linéaire ; le calcul des coefficients de régression permet de placer les droites figuratives ; ces coefficients ont pour valeur :

$$\begin{aligned} & \text{I } b_{y/x} = 0,43 ; b_{x/y} = 1,95 \\ & \text{II } b_{y/x} = 0,14 ; b_{x/y} = 7,14 \end{aligned}$$

Il existe donc une double allométrie de croissance ; le passage de l'une à l'autre se traduit par une discontinuité. Celle-ci coïncide avec l'apparition du rachis.

Le diamètre nucléaire croît suivant deux lois successives ; il croît comparativement moins vite que la cellule tout entière à partir du moment où les ovocytes se placent autour du rachis.

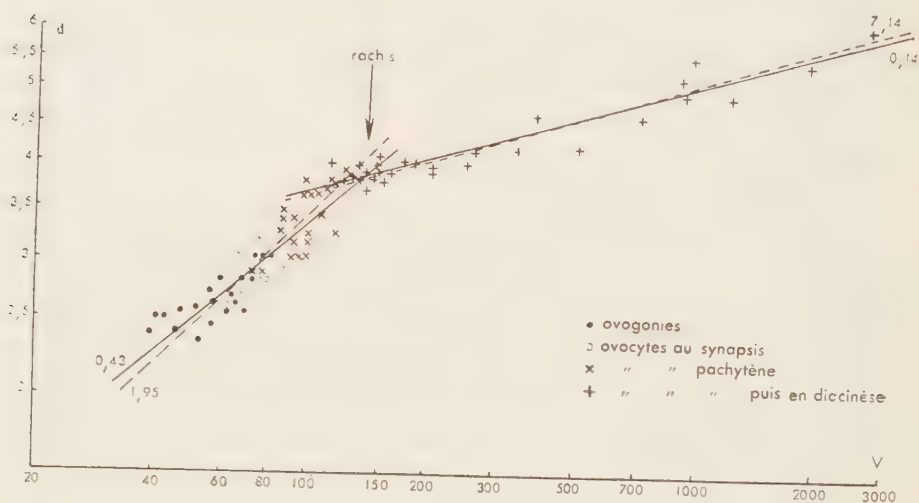


FIG. 44. — *Caenorhabditis elegans* hermaphrodite.
v, volume cellulaire moyen en microns cubes ; d, diamètre nucléaire moyen en microns.

B. — CROISSANCE DES CELLULES GERMINALES CHEZ LES MÂLES.

Le plus généralement, la croissance volumétrique des cellules sexuelles s'exprime par un histogramme dont un exemple est donné par la figure 45 ; l'animal est âgé de 7 jours.

Dans le germigène les spermatogonies ont un volume qui gravite ici autour de $40 \mu^3$; le volume des spermatocytes au stade synapsis n'est guère plus élevé, mais il croît ensuite régulièrement jusqu'au début du pachytène où sa valeur atteint 50 à $60 \mu^3$; puis la croissance devient plus importante au cours de la plus grande partie du stade pachytène et le devient davantage encore pendant la courte interphase et la diacinèse ; à la fin de ce stade le volume des spermatocytes atteint ici $300 \mu^3$ environ.

Au cours de la spermiogenèse on assiste à une chute brutale du volume des éléments germinaux : cette chute est consécutive à l'expul-

sion des « lobes cytoplasmiques » au cours des divisions de maturation des spermatocytes (DELAVALT, 1952). Ces lobes sont en tous points analogues à ceux que décrit PASTEELS (1948) à propos de l'*Ascaris*.

Il est donc possible de distinguer trois périodes pendant la spermatogénèse : pendant la première, les cellules croissent lentement et régu-

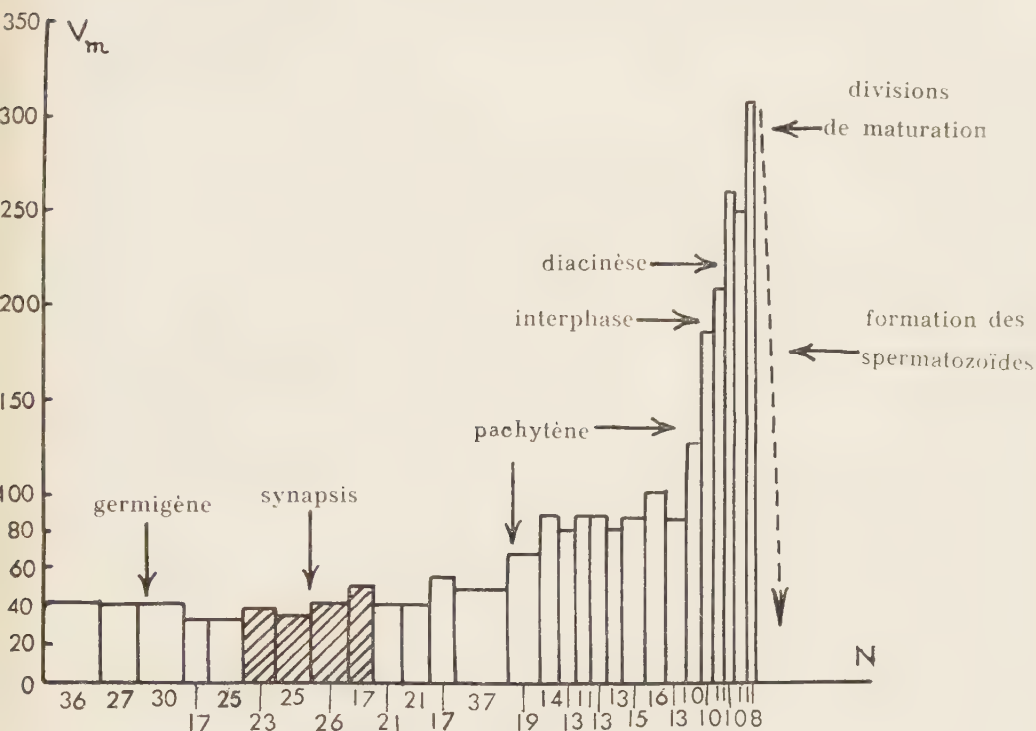


FIG. 45. — *Caenorhabditis elegans*, mâle.

Histogramme de croissance des cellules germinales dans un testicule mûr ; N, nombre de cellules dans chaque coupe ; v_m , volume cellulaire moyen en microns cubes.

lièrement jusqu'aux premières manifestations du pachytène ; au cours de la seconde, elles subissent une croissance plus rapide qui les conduit jusqu'aux divisions de maturation ; la dernière période caractérise la spermiogénèse.

L'étude de l'allométrie de croissance du noyau et de la cellule montre qu'il paraît difficile de saisir une discontinuité (fig. 46) ; il semble plutôt que le diamètre du noyau croît toujours suivant la même loi en fonction du volume cellulaire. L'exemple choisi ici groupe les résultats fournis par les testicules de six adultes du même âge, soit 7 jours. La corrélation

entre les deux variables est assez nette puisque $r = 0,82$; on est autorisé à tracer les droites de régression à partir des valeurs de $b_{y/x} = 0,18$ et $b_{x/y} = 3,60$.

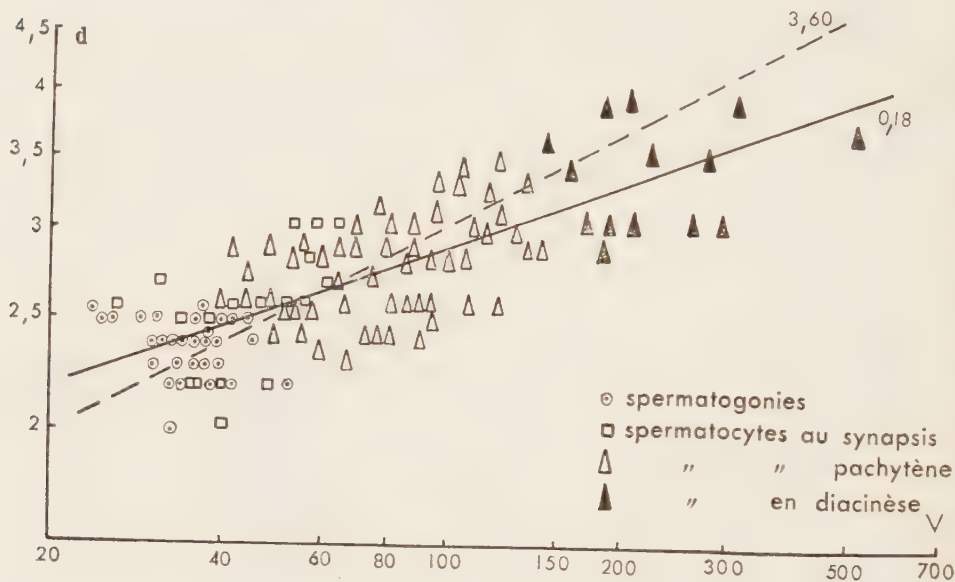


FIG. 46. — *Caenorhabditis elegans*, mâle.
 v , volume cellulaire moyen en microns cubes ; d , diamètre nucléaire moyen en microns.

C. — COMPARAISON DE LA CROISSANCE DES LIGNÉES MÂLE ET FEMELLE.

Aussi bien chez les hermaphrodites que chez les mâles, on peut considérer que pendant une première période la croissance volumétrique des cellules sexuelles est peu importante ; dans les « ovaires » des hermaphrodites cette croissance a lieu jusqu'au moment où les ovocytes sont déjà bien engagés dans le stade pachytène ; dans le testicule elle se manifeste jusqu'au niveau où vient seulement de débiter ce stade.

Dans chacun des sexes, à cette première période en succède une autre où la croissance des cellules s'accélère : chez les hermaphrodites elle se poursuit sans arrêt jusqu'à la maturation des œufs ; chez les mâles elle cesse avec l'apparition des divisions de maturation pour faire place à une autre période au cours de laquelle s'effectue une réduction du volume cytoplasmique des cellules.

En outre, la croissance du noyau par rapport à celle de la cellule tout entière ne s'effectue pas de manière identique dans les deux types de gamétogenèse. La figure 47 où j'ai porté les diagrammes et les droites de régression de x en y montre que dans le testicule le noyau croît relativement moins vite que dans les ovotestis jusqu'au moment où, dans ces derniers, apparaît le rachis ; ensuite c'est le phénomène inverse qui se manifeste.

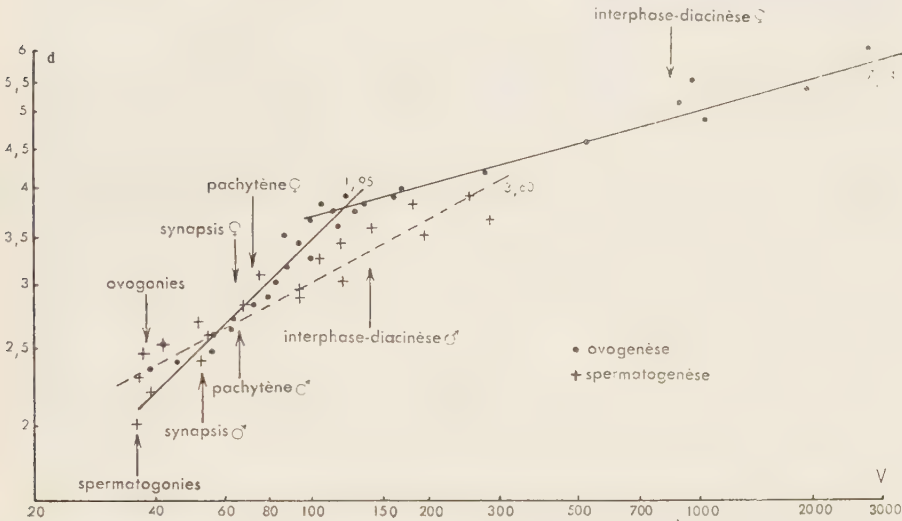


FIG. 47.

v . volume cellulaire moyen en microns cubes ; d . diamètre nucléaire moyen en microns.

Enfin, dans les gonocytes des deux lignées les dimensions du noyau et le volume de la cellule ne sont pas les mêmes dès avant l'apparition du stade pachytène ; déjà au synapsis l'avantage concerne la lignée femelle.

En définitive, les différences qui apparaissent ici permettent de distinguer l'orientation des gonocytes des deux sexes à un stade de leur évolution plus précoce que celui signalé par NIGON (1949) à la fin du stade pachytène, en s'appuyant sur les structures de la chromatine. Mais on peut penser que les manifestations premières de la différenciation du sexe des gonocytes sont encore plus précoces ; cette idée nécessite l'étude de la croissance des cellules germinales au cours de l'organogenèse.

II. — La croissance des cellules germinales pendant l'organogenèse.

En admettant que des différences apparaissent au cours de la croissance des deux types de gonocytes dans les ovotestis, elles ne témoignent de phénomènes propres à ces gonocytes que dans la mesure où des différences du même ordre n'apparaissent pas au cours de la croissance des cellules contenues dans une gonade unisexuée.

Il semble qu'on puisse répondre à cette précision supplémentaire en comparant la croissance des gonocytes dans les ovotestis à celle des cellules du testicule chez les mâles de *Caenorhabditis elegans*. Mais les caractères sexuels secondaires apparaissent très tardivement ; on ne peut donc que prélever au hasard les jeunes larves. En dépit du relèvement du taux des mâles, obtenu en pratiquant des élevages mixtes, on n'obtiendrait donc de cette manière que des nombres insuffisants de futurs mâles.

La comparaison envisagée plus haut ne peut donc être faite en toute sécurité qu'en faisant appel à une espèce gonochorique où les représentants des deux sexes, prélevés au hasard quel que soit leur âge, se trouveront répartis en proportions sensiblement égales.

Cette méthode de travail est utilisée en prenant comme matériel les femelles et les mâles de *Rhabditis maupasi*.

A. — LA CRISE DE CROISSANCE AFFECTANT LES GONIES.

La figure 48 montre les histogrammes de la croissance volumétrique des cellules germinales chez des hermaphrodites dont l'âge s'échelonne entre 2 et 7 jours. J'ai fait exceptionnellement usage sur l'axe des ordonnées d'une échelle logarithmique.

Chez les larves les plus jeunes que j'ai étudiées, les gonades ne contiennent encore que des gonies ; les animaux ont environ 2 jours. La valeur du volume cellulaire moyen des gonies est à peu près constamment la même et oscille de 60 à 90 μ^3 .

Lorsque les premiers gonocytes sont visibles les larves sont âgées de 2 à 3 jours ; le volume cellulaire moyen des gonies est compris comme précédemment entre 60 et 90 μ^3 . celui des premiers gonocytes à noyau synapsis ne semble pas avoir subi d'accroissement important et il faut attendre l'apparition des premiers noyaux pachytène pour que les cellules qui les contiennent montrent une croissance appréciable : celles-ci peuvent atteindre un volume de 140 μ^3 environ. A ce moment, les structures des chromosomes rappellent celles qu'on voit dans le noyau des

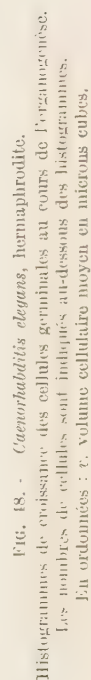


FIG. 18. - *Caenorhabditis elegans*, hermaphrodite.
Histogrammes de croissance des cellules germinales au cours de l'organogénèse.

spermatocytes au début du stade pachytène chez les mâles adultes (NIGON, 1949).

La construction des histogrammes de croissance à partir des animaux âgés de 3 à 4 jours fait apparaître un phénomène d'une grande netteté : dans le vitellogène de l'ovotestis qui contient maintenant un nombre assez élevé de gonocytes en prophase, la croissance cellulaire se poursuit régulièrement ; dans le germigène, au contraire, on assiste à une chute appréciable du volume des gonies. Celui-ci se situait auparavant entre 60 et 90 μ^3 ; il n'atteint plus maintenant que 45 μ^3 au maximum.

En outre, le nombre des gonies a augmenté considérablement : atteignant une centaine au plus chez les larves de 2 à 3 jours, les gonies sont au nombre d'au moins 200 chez des animaux âgés de 3 à 4 jours.

Déjà l'étude de la croissance linéaire des ovotestis avait permis de déceler une discontinuité consécutive à cette augmentation rapide du taux des cellules (fig. 27) : cette discontinuité traduit que la longueur des ovotestis ne subit pas une augmentation du même ordre. Ici, on retrouve un phénomène absolument comparable. En effet, au niveau du germigène, si le nombre des cellules augmente du simple au double, le volume total du germigène n'augmente nullement dans la même proportion. Ainsi, chez l'animal âgé de 2 à 3 jours, la gonade antérieure contient 99 gonies et le volume total de celles-ci atteint 7.395 μ^3 ; chez l'animal âgé de 3 à 4 jours, le nombre des gonies atteint 200 alors que le volume total n'excède pas 8.350 μ^3 .

En d'autres termes, le volume total du germigène restant à peu près inchangé avant et après cette intense multiplication des gonies, il en résulte que le volume individuel de celles-ci doit diminuer au cours de cette période. C'est bien ce que traduisent les histogrammes.

Chez les larves de 3 jours environ, les gonies subissent donc une véritable crise de croissance.

Il faut préciser que le volume total du germigène ne dépend pas uniquement du nombre des gonies qu'il contient et du volume de chacune d'elles : il est aussi fonction de la vitesse de croissance propre de chacune de ces gonies. Le fait qu'entre le début et la fin de la crise le volume total du germigène augmente assez peu traduit donc tout simplement que la vitesse de croissance des gonies est fortement réduite pendant la période au cours de laquelle le rythme des mitoses est brusquement accéléré.

L'analyse des histogrammes concernant des animaux dont l'âge

croît de 3-4 à 6-7 jours ne fait pas apparaître de crise analogue ; le nombre des gonies augmente constamment, mais leur volume reste sensiblement au voisinage de 50 à 60 μ^3 ; il peut atteindre 70 à 80 μ^3 chez certains animaux adultes (fig. 43).

Les gonocytes en prophase augmentent de volume au fur et à mesure que se déroulent les divers stades de la gamétogenèse. Les gonades des individus âgés de 3 à 5 jours montrent déjà des spermatocytes en diacinèse et au pachytène ; on commence à distinguer les ovocytes des spermatocytes. Chez les animaux âgés de 5 jours au moins, le rachis apparaît et on observe parfaitement les spermatocytes en diacinèse et en fin de pachytène, ainsi que les ovocytes qui les suivent ; la chromatine des premiers est plus condensée, plus colorée que celle des seconds (NIGON, 1949). Désormais, on peut suivre sans équivoque les cellules des deux lignées. A l'âge de 6 jours la spermatogenèse s'achève et, à la maturation des premiers œufs, on retrouve un histogramme qui, à la différence d'échelle près, ressemble à celui de la figure 43.

Nous retiendrons donc dès maintenant que la crise de croissance des gonies *n'affecte que certaines d'entre elles* ; en effet, elle se manifeste alors que déjà sont apparues des cellules en prophase ; celles-ci, en tout ou en partie, fourniront les éléments de la lignée mâle puisque le plus généralement ce sont les spermatozoïdes qui mûrissent les premiers. Ces observations permettent donc de penser que la crise de croissance coïncide peut-être avec le changement d'orientation du sexe des gonocytes. Avant de conclure, il convient de savoir d'abord si une crise identique est décelable dans les gonades de l'espèce gonochorique.

A cet effet, j'ai étudié la croissance volumétrique des cellules germinales dans le germigène et au niveau du synapsis chez les femelles et les mâles de *Rhabditis maupasi* ; l'âge des animaux s'échelonne entre 2 et 5 jours.

Les figures 49 et 50 montrent quelques-uns des histogrammes choisis à titre d'exemple, parmi de nombreux autres, pour illustrer les résultats obtenus.

Dans les ovaires des femelles âgées de 2 jours, on n'observe que des ovogonies et le volume cellulaire moyen de celles-ci est compris entre 150 et 200 μ^3 (fig. 49). Lorsque les premiers ovocytes à noyau synapsis apparaissent les animaux atteignent l'âge de 3 jours au moins. Entre temps, aucune crise de croissance n'a affecté les ovogonies car leur volume cellulaire est demeuré aux alentours de 175 μ^3 . Les femelles plus âgées

montrent un nombre plus important d'ovogonies ; il peut atteindre une quarantaine, rarement davantage chez les animaux âgés d'au moins 5 jours ; le volume de ces ovogonies a augmenté et ses limites peuvent être fixées de 200 à 250 μ^3 . Le volume des ovocytes en début de prophase augmente lui aussi et peut atteindre 600 μ^3 .

Au cours du développement du testicule (fig. 50) chez les mâles âgés de 2 jours, on ne voit encore aucun spermatocyte ; le volume cellulaire moyen des spermatogonies gravite autour de 125 à 150 μ^3 .



FIG. 40. — *Rhabditis maupasi*, femelle.
Histogrammes de croissance des ovogonies et des ovocytes en début de prophase.
N, nombre de cellules ; v_m , volume cellulaire moyen en microns cubes.

Les animaux doivent avoir 3 jours au moins pour que les figures du stade synapsis soient bien visibles : le volume des spermatogonies n'a subi aucune réduction et a même augmenté puisqu'il peut être compris entre 150 et 250 μ^3 ; le volume des spermatocytes les plus jeunes est de 150 à 200 μ^3 , celui des plus âgés atteint 400 μ^3 . Le testicule des animaux âgés de 5 jours au moins montre une augmentation importante du nombre des spermatogonies, mais celle-ci ne s'accompagne pas d'une réduction du volume de chacune d'elles : au contraire, il a encore augmenté puisque les limites sont maintenant fixées de 175 à 300 μ^3 .

Par conséquent, aussi bien chez les femelles que chez les mâles de l'espèce gonochorique, les cellules encore indifférenciées contenues dans le germigène s'engagent en prophase méiotique sans que certaines

d'entre elles subissent, après l'apparition de la prophase dans les premiers gonocytes, de crise de croissance identique à celle que nous avons décelée dans les ovotestis. Cette crise est donc propre aux gonies de ces organes et chaque groupe d'entre elles subit une destinée différente dont il importe de préciser maintenant le rapport avec l'orientation sexuelle.

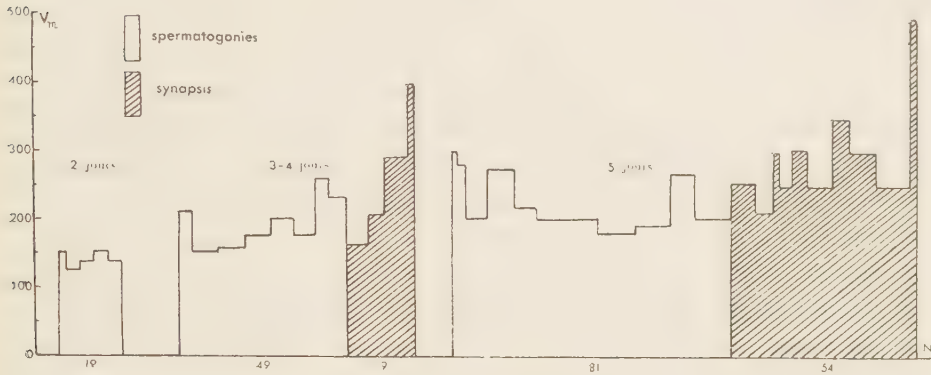


FIG. 50. — *Rhabditis maupasi*, mâle.
Histogrammes de croissance des spermatogonies et des spermatocytes en début de prophase.
(mêmes axes de coordonnées que sur la figure 49).

B. — LA DESTINÉE SEXUELLE DES GONIES DANS LES OVOTESTIS.

Les résultats donnés ci-dessous sont obtenus avec 18 ovotestis appartenant à des animaux dont l'âge s'échelonne entre 2 et 5 jours.

Quand on étudie la relation $d = f(v)$, appliquée aux gonies et aux gonocytes en début de prophase, avant qu'apparaisse la crise, tous les points représentatifs sont contenus dans un quadrant (fig. 51). Celui-ci est limité sur deux de ses côtés par deux lignes OA et OB qui passent sensiblement par les valeurs $v = 50 \mu^3$ et $d = 2,6 \mu$.

Quand on étudie la distribution des points après la crise, on constate que les gonocytes en prophase fournissent des points distribués dans le même quadrant que précédemment (fig. 52) ; au contraire, les points relatifs aux gonies se dispersent dans un autre quadrant dont deux des limites OC et OD sont précisément celles qui fixent les valeurs les plus faibles de v et de d sur le diagramme de la figure 51. Ces deux derniers quadrants sont, en quelque sorte, symétriques.

Ces nouveaux résultats confirment ceux que fournissaient les histo-

grammes de croissance (fig. 48) : un certain nombre de gonies subissent, avant de s'engager en prophase, une réduction de volume et, corrélativement, une réduction de taille de leur sphère nucléaire.

On peut se demander si les cellules qui s'engagent en prophase sans subir de crise de croissance *ne sont pas précisément celles qui fourniront les gamètes mâles.*

On a une idée de la sécurité de cette hypothèse en procédant de la manière suivante :

On sait depuis MAUPAS (1900) et POTTS (1910) que « la quantité de sperme » fournie par les individus hermaphrodites est sensiblement la même d'un animal à l'autre dans une même espèce. En d'autres termes, le nombre de spermatozoïdes apparaissant dans chaque ovotestis doit graviter autour d'une certaine valeur moyenne que NIGON (1949) s'est efforcé d'estimer chez *Caenorhabditis elegans*. Si l'idée que j'ai formulée plus haut est exacte, on doit déceler *avant la crise* un nombre de cellules en prophase au plus égal au nombre des spermatocytes à prévoir ; on doit aussi trouver *après la crise* un nombre de spermatocytes conciliable avec le nombre de futurs spermatozoïdes.

J'ai donc étudié systématiquement 32 hermaphrodites dont l'âge s'échelonne entre 2 et 7 jours ; dans leurs gonades j'ai dénombré les gonocytes en prophase avant la crise, puis les spermatocytes et les spermatozoïdes. Les résultats sont donnés sur un tableau où j'ai classé les animaux dans un ordre sensiblement chronologique (fig. 53).

Avant la crise (I), on observe des gonocytes dont la structure nucléaire ne permet pas encore de préciser le sexe avec certitude : on ne voit aucun spermatozoïde.

Après la crise (II, III, IV), on peut dénombrer les spermatocytes en prophase car leur chromatine plus épaisse permet maintenant de les distinguer. Chez un certain nombre d'animaux (II), on ne voit pas encore de spermatozoïdes, puis ceux-ci apparaissent (III), et chez les animaux les plus âgés (IV), tous les spermatozoïdes, ou presque, ont mûri.

Chez chacun des individus montrant des spermatocytes avant la formation des premiers spermatozoïdes, on peut estimer le nombre des spermatozoïdes à prévoir en quadruplant le nombre des spermatocytes. Chez chaque animal possédant à la fois des spermatocytes et des spermatozoïdes, on ajoutera au nombre de ces derniers l'équivalent en spermatozoïdes des spermatocytes.

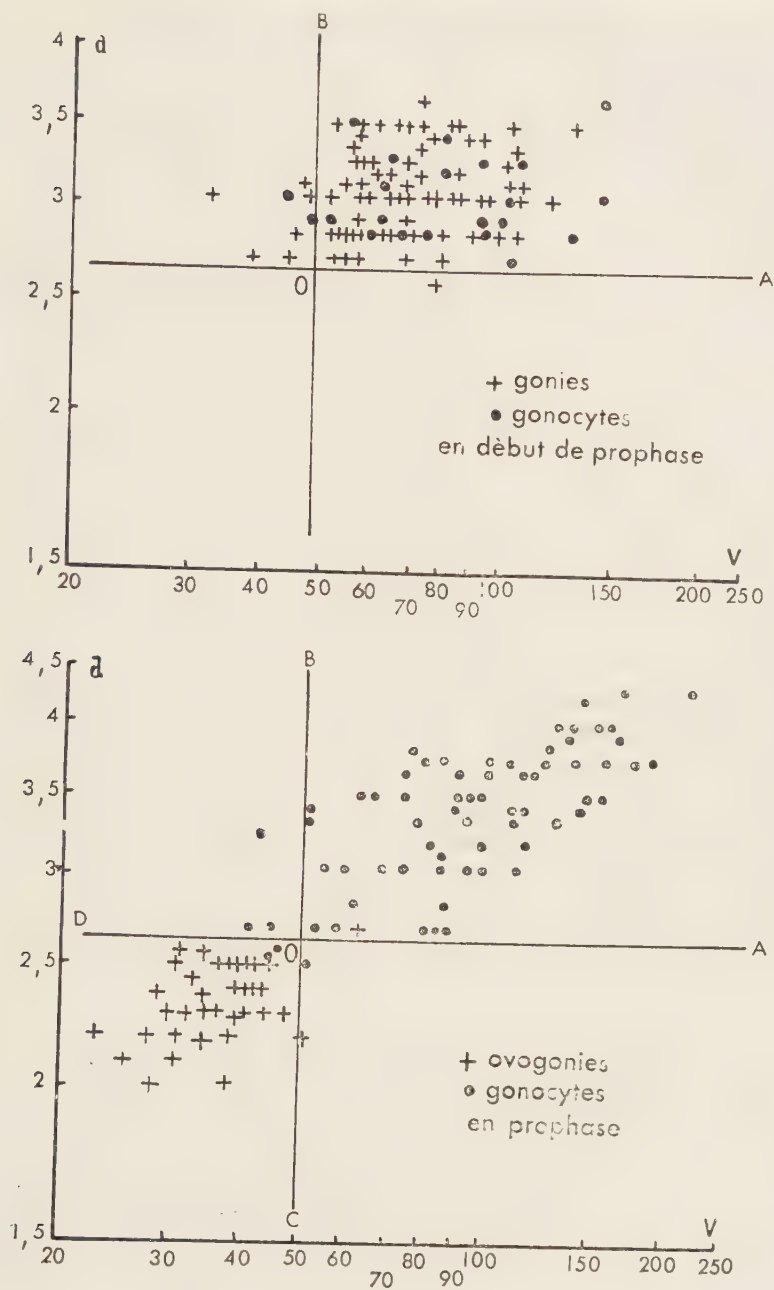


FIG. 51 et 52.

v , volume cellulaire moyen en microns cubes; d , diamètre nucléaire moyen en microns.

Chez tous les animaux dont les ovotestis ont subi la crise, on peut par conséquent estimer le nombre des spermatozoïdes qui auraient dû finalement mûrir. Dans le cas présent, je disposais de 46 ovotestis me permettant de savoir à quel taux moyen on pouvait chiffrer le nombre des gamètes mâles ; ce taux atteint une valeur moyenne de 197 avec un écart-type de 40 environ.

Ce résultat entre dans le cadre de ceux fournis par NIGON qui, en dénombrant directement les spermatozoïdes chez des adultes, trouve dans les ovotestis antérieurs 180 à 200 spermatozoïdes en moyenne.

On peut donc estimer à une *cinquantaine* le nombre des spermatocytes qui évoluent dans les ovotestis après la crise.

Si maintenant on consulte les résultats fournis par les 15 ovotestis les plus jeunes (fig. 53, I), on voit que la quasi totalité ne contient pas plus de 50 gonocytes en prophase.

En bref, parmi les animaux que j'ai étudiés, on ne décèle pratiquement jamais un taux de spermatocytes présumés ou de spermatocytes visibles supérieur à celui qui est compatible avec le nombre de spermatozoïdes le plus habituellement atteint dans les ovotestis.

L'hypothèse formulée peut être acceptée avec beaucoup de sécurité et on conclut que les premiers gonocytes entrant en prophase méiotique, avant la crise affectant les gonies, donneront les gamètes mâles. Toutes les autres cellules n'entreront en prophase qu'après avoir subi une réduction de leurs dimensions et fourniront ensuite la lignée femelle.

Cette localisation du virage des gonades conduit tout naturellement à préciser comment se déroulent les deux phases de la gamétogenèse dans les glandes hermaphrodites.

C. — DYNAMISME DE LA GAMÉTOGÈNESE DANS LES OVOTESTIS.

Chez *Caenorhabditis elegans*, une phase femelle succède à une seule phase mâle ; mais il ne semble pas que cette propriété soit absolument générale chez les Nématodes. Si l'on en croit POTTS (1910), chez *Rhabditis gurneyi* les ovotestis ont plusieurs périodes d'activité : il y a d'abord formation d'un petit nombre de spermatozoïdes, puis maturation d'un œuf ; ensuite un nouveau stock de gamètes mâles se trouve élaboré et il est suivi de la maturation d'un nouvel œuf. Cet exemple isolé doit cependant être exceptionnel et il est beaucoup plus vraisemblable de penser que chez les Nématodes hermaphrodites protandres

	n°	ovotestis antérieurs			ovotestis postérieurs		
		nombre de gonocytes en prophase	nombre de spermatozoïdes	total en spermatozoïdes	nombre de gonocytes en prophase	nombre de spermatozoïdes	total en spermatozoïdes
I	1	20	0	?	15	0	?
	2	24	0	?	24	0	?
	3	19	0	?	34	0	?
	4	21	0	?	15	0	?
	5	12	0	?	55	0	?
	6	46	0	?	51	0	?
	7	49	0	?	27	0	?
	8	50	0	?	?	0	?
		nombre de spermatoocytes	nombre de spermatozoïdes	total en spermatozoïdes	nombre de spermatoocytes	nombre de spermatozoïdes	total en spermatozoïdes
II	9	48	0	192	51	0	204
	10	50	0	200	49	0	196
	11	47	0	188	?	0	?
	12	46	0	184	32	0	128
	13	35	0	140	57	0	228
	14	51	0	204	40	0	160
	15	47	0	188	51	28	232
III	16	22	85	173	15	90	150
	17	42	95	263	36	120	264
	18	29	150	266	26	137	241
	19	21	180	264	15	155	215
	20	41	30	194	27	122	230
	21	28	150	262	21	42	126
	22	14	125	181	25	120	220
IV	23	7	183	211	0	135	135
	24	0	205	205	4	174	190
	25	5	123	143	0	251	251
	26	0	214	214	3	230	242
	27	0	?	?	0	196	196
	28	0	180	180	0	151	151
	29	0	218	218	0	182	182
	30	0	181	181	0	238	238
	31	0	144	144	0	209	209
	32	0	147	147	0	138	138

FIG. 53.

le dynamisme de la gamétogenèse obéit à certaines règles communes que je me suis efforcé de dégager pour compléter les résultats antérieurs de NIGON (1949).

A cet égard, j'ai repris un mode de représentation graphique déjà utilisé par BACCI (1950). J'ai ainsi obtenu les courbes de la figure 54.

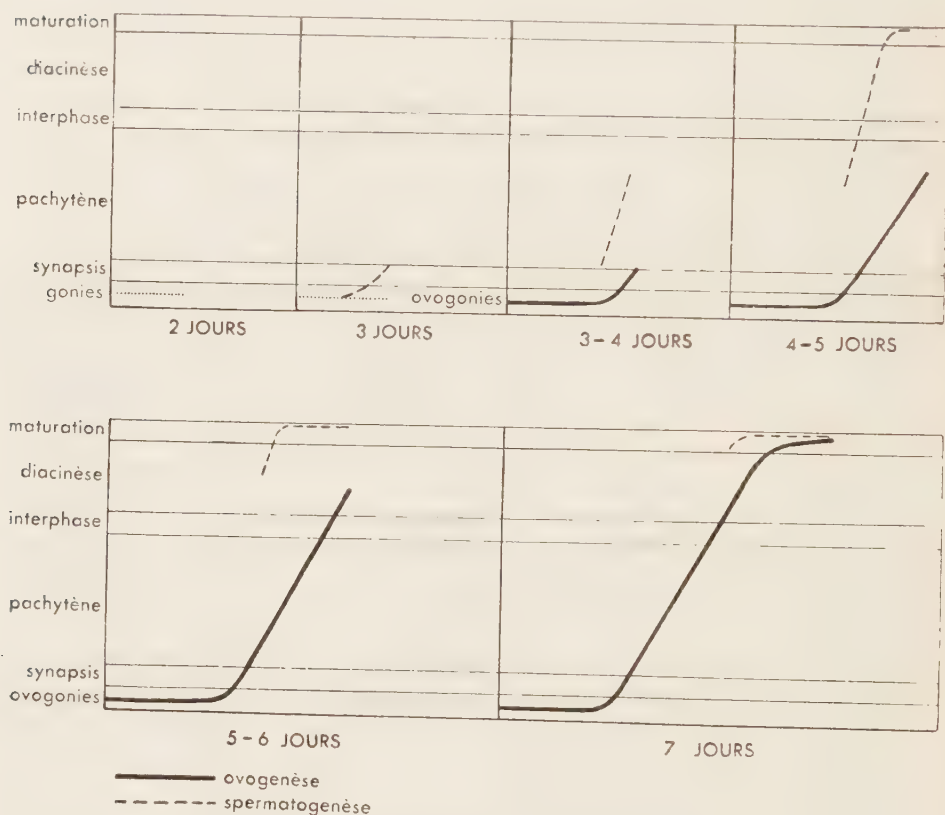


FIG. 54. — *Caenorhabditis elegans*, hermaphrodite.
Diagrammes illustrant le déroulement de la gamétogenèse.

Les premiers spermatocytes en début de prophase apparaissent 24 heures environ avant que les premiers ovocytes s'y engagent. A partir du moment où, pour la première fois, on décèle des spermatocytes, il s'écoule à peu près 3-4 jours avant la maturation des premiers spermatozoïdes. A dater de l'instant où se forment les premiers ovocytes, il leur faut environ 3-4 jours pour mûrir. La genèse des premiers œufs s'effectue donc *aussi vite* que la genèse des premiers gamètes mâles.

On comprend alors l'importance du handicap horaire affectant le démarrage de la préméiose ovogénétique car c'est précisément lui qui permet la constitution du stock de spermatozoïdes dans les 24 heures qui précèdent l'apparition du premier œuf mûr. Dès lors, le déclenchement et la poursuite de la ponte sont possibles.

La maturation des deux lignées est donc *asynchrone*. A cet égard, le phénomène s'éloigne de ce qui se déroule dans les gonades hermaphrodites de certains Mollusques ; en effet, la maturation des deux lignées est *synchrone* chez *Helix pomatia* (ANCEL, 1903), chez *Helix arbustorum* (BURESCH, 1912), chez certaines Planorbes (MERTON, 1930), chez *Agriolimax agrestis* (RICHTER, 1935).

L'hermaphrodisme chez *Caenorhabditis elegans* se rapproche, au contraire, de celui que présentent certains Échinodermes, chez *Asterina gibbosa* en particulier (BACCI, 1949, 1950). Cependant, chez cet animal, la protérandrie résulte d'un décalage dans les vitesses d'évolution des deux lignées : le déclenchement de la spermatogenèse s'effectue en même temps que celui de l'ovogenèse, mais les spermatozoïdes mûrissent avant les œufs parce que la spermatogenèse s'accomplit plus rapidement.

CHAPITRE VI.

DISCUSSION ET CONCLUSION

I. — Développement et croissance des glandes génitales.

Leur étude effectuée chez deux espèces de Nématodes libres — l'une gonochorique, l'autre hermaphrodite — permet d'une part de dégager les traits essentiels, jusqu'à présent mal connus, de ces phénomènes, et d'autre part d'établir des comparaisons d'une espèce à l'autre. On peut estimer que les résultats obtenus ici doivent demeurer valables pour d'autres Nématodes libres, du moins à propos des espèces voisines de celles qui ont été choisies.

Les appareils génitaux sont tubulaires. Le développement des glandes sexuelles se traduit par une augmentation de leur taille, consécutive à la progression des cellules germinales à l'intérieur de chaque tube

genital. Celui-ci se développe en déplaçant les zones germinatives dans les ovaires et les ovotestis, et la région distale dans le testicule. Les déplacements qui résultent de la croissance des tubes génitaux et l'augmentation de taille des gonades combinent leurs effets de telle manière que la physionomie des glandes génitales à l'intérieur du corps est constamment modifiée au cours de la vie postembryonnaire. Cette physionomie peut être exprimée à chaque instant par la position qu'occupe le lot entier des cellules germinales vis-à-vis de celle où se trouve originellement l'ébauche génitale, c'est-à-dire aux environs du milieu du corps des plus jeunes larves. Chez les femelles et les hermaphrodites la position en question dépend de processus plus complexes que chez les mâles : chez ces derniers en effet, le germigène demeure constamment, ou presque, en place. Par ailleurs, l'allure générale de la glande mâle dépend pour une plus grande part de la progression des cellules germinales que dans les ovaires et les ovotestis où celle-ci a ses effets amoindris en raison des déplacements des germigènes.

Les ovaires et les ovotestis ont un développement qui présente des analogies. Il convient donc de savoir dans quelle mesure on peut assimiler l'un à l'autre ces deux types de gonades dont on sait par ailleurs que les unes ont une orientation sexuelle unique alors que les autres fournissent les lignées des deux sexes.

Les analogies ne sont pas rigoureuses : chez *Rhabditis maupasi* les déplacements des culs-de-sac des germigènes ont lieu jusqu'à l'apparition de la maturité sexuelle : chez *Caenorhabditis elegans*, ils cessent deux jours avant environ : dans cette espèce la mise en place des germigènes est plus rapide.

Mais ces différences ne sont pas assez importantes pour interdire une assimilation des ovotestis à des « ovaires » dans lesquels, pendant la vie postembryonnaire, certaines cellules germinales s'orientent vers le sexe mâle. Cette assimilation des hermaphrodites à des femelles n'a pas lieu de surprendre. On sait en effet (NIGON, 1949) que les caractères sexuels secondaires des hermaphrodites adultes sont en tous points très voisins de ceux que possèdent les femelles des espèces gonochoriques. Les facteurs qui déterminent la différenciation des appareils génitaux doivent donc être très analogues chez les hermaphrodites et les femelles.

Les ovaires et les ovotestis ont aussi en commun le caractère synchrone de leur développement et de leur croissance. Il paraît difficile d'expliquer cette propriété autrement qu'en invoquant l'influence de facteurs régu-

lateurs qui participent à la réalisation d'un équilibre morphogénétique des glandes génitales paires.

Celles-ci, de même que le testicule, grandissent plus vite que le corps tout entier. D'un sexe à l'autre les allométries de croissance ne sont pas fondamentalement différentes. La croissance plus rapide des glandes sexuelles se poursuit tout au long de la vie postembryonnaire. Ce résultat est comparable à ceux que FAURÉ-FREMIET (1913) obtient à propos de la croissance pondérale des ovaires chez *Ascaris megalocephala*. Chez ce Nématode, en fonction de l'âge croissant, le poids des ovaires devient de plus en plus important par rapport au poids du corps.

Aussi bien chez *Rhabditis maupasi* que chez *Caenorhabditis elegans*, aucune discontinuité n'apparaît dans les courbes traduisant la croissance relative des gonades. Chez l'espèce hermaphrodite la régularité de l'allométrie est d'un grand intérêt car elle montre que le changement d'orientation du sexe des gonocytes s'accomplit sans que la croissance relative des ovotestis soit modifiée.

Par contre, un des premiers témoignages du virage sexuel surgit quand on dénombre les cellules contenues dans les gonades hermaphrodites au cours de leur croissance. On voit apparaître, en effet, une discontinuité sur les graphiques ; celle-ci résulte non pas d'une variation brusque de la taille des ovotestis, mais simplement d'une augmentation rapide et très importante du nombre total des cellules germinales. Rien d'analogue ne se manifeste dans les gonades gonochoriques. Il est donc permis d'interpréter la discontinuité observée comme résultant d'un fonctionnement propre aux ovotestis et traduisant le virage de ces organes.

II. — Fonctionnement des gonades et orientation de la gamétogenèse dans les ovotestis.

Pendant l'organogenèse la distribution des cellules germinales est constamment conditionnée par des dynamismes régionaux dont le déroulement — quand il est normal — conduit à une structure bien définie de chaque type de gonade mûre.

S'il arrive que cette structure est aberrante, l'anomalie qui l'affecte résulte de troubles dans le fonctionnement des glandes génitales, troubles dont un des effets peut être la non-formation de certaines cellules.

Ainsi, chez *Caenorhabditis elegans*, c'est parfois la non-apparition des spermatozoïdes.

L'observation isolée d'un ovotestis anormal chez un individu ne saurait évidemment permettre de tirer des conclusions quant aux causes qui ont engendré l'anomalie. Seules des recherches expérimentales conduisant à provoquer systématiquement des anomalies du même ordre permettront sans doute d'en élucider le déterminisme.

En dépit de cette réserve, on peut cependant affirmer que les causes perturbatrices sont essentiellement *locales*.

En effet, le fait que chez un même animal seule l'une des deux gonades soit anormale — alors qu'elles ont cependant la même longueur — montre que, si le développement n'a pas été perturbé, le fonctionnement, lui, l'a été, mais unilatéralement. On déduit aussi de cette observation que les mécanismes qui dirigent la morphogenèse des ovotestis doivent être, sinon totalement indépendants, du moins différents de ceux qui conditionnent le sort des cellules germinales. On sait d'ailleurs déjà que la croissance des ovotestis n'est nullement affectée par le virage de ces glandes.

En considérant que ces deux séries de mécanismes n'ont entre eux qu'une interaction faible, on rejoint la conception de NIGON (1949) à propos de la différenciation sexuelle des *Rhabditis* hermaphrodites : « Il faut admettre que les facteurs qui conduisent à la différenciation de l'appareil génital ne sont pas identiques à ceux dont dépend l'orientation de la gamétogenèse, ou, tout au moins, que les seuils critiques de ces deux processus ne se correspondent pas entre eux. » NIGON appuie son argumentation en rappelant l'exemple fourni par un individu de *Parascaris equorum* (DRAGOIU et FAURÉ-FREMIET, 1920) dont les ovaires de conformation normale étaient cependant totalement dépourvus d'ovocytes, ne contenant qu'un peu de mucus.

Les nouvelles observations faites ici entrent tout à fait dans le cadre de cette interprétation ; on peut même aller plus loin et ajouter que l'orientation du sexe des gonocytes s'effectue suivant des modalités propres à chacun des ovotestis, celles-ci étant le plus habituellement identiques dans l'un et l'autre organe.

Quant au changement de sexe lui-même, il est beaucoup plus précoce que ne le laissaient entrevoir les résultats obtenus antérieurement (NIGON, 1949 ; DELAVault, 1952). Il se situe au début de la méiose et non au cours de la prophase méiotique, comme nous pouvions le

penser. On rejoint ainsi l'ancienne opinion de MAUPAS (1900) qui, en faveur de cette précocité, invoquait : « La régularité et la brusquerie avec lesquelles l'appareil génital passe de la tendance masculine à la tendance féminine. »

Par ailleurs, le virage se manifeste toujours chez des larves ayant sensiblement le même âge et des dimensions à peu près analogues ; ces larves ont 3 à 4 jours et mesurent de 600 à 700 μ . L'inversion du sexe est donc bien définie d'un animal à l'autre, dans une même génération.

Caenorhabditis elegans appartient donc au groupe des « ermafroditi bilanciati » tels que les désigne BACCI (1951, *b*).

Ces hermaphrodites équilibrés se rencontrent aussi chez certains Mollusques : *Limacina retroversa* (HSIAO, 1939), *Calyptrea chinensis* (PELLEGRINI, 1949 ; BACCI, 1951, *a* ; BACCI et PELLEGRINI, 1951). *Xylophaga dorsalis* (PYNCHON, 1941), chez l'Échinoderme *Asterina gibbosa* vivant à Plymouth (BACCI, 1949) et aussi chez le Crustacé *Anilocra physodes* (LEGRAND, 1950).

Si l'on aborde maintenant le problème du déterminisme de la gamétogénèse, il convient naturellement de rappeler quelques données désormais classiques, étudiées par ailleurs d'une manière très approfondie dans l'ouvrage de HARTMANN (1956).

Dans l'espèce gonochorique et chez les mâles de l'espèce hermaphrodite, l'un des éléments essentiels de l'orientation sexuelle réside dans la garniture chromosomique. Suivant une théorie universellement admise, autosomes et hétérochromosomes sont porteurs de gènes « masculinisants » et « féminisants » (BRIDGES, 1925 ; DOBZHANSKY et SCHULTZ, 1934) ; le sexe dépend du rapport de quantité existant entre l'ensemble des gènes de chacune de ces catégories ; il est déterminé « par la dominance quantitative d'un groupe de gènes sur l'autre » (ANCEL, 1946).

Chez les hermaphrodites la garniture chromosomique est la même dans toutes les cellules germinales, quelle que soit leur orientation. Certains auteurs, ARTOM (1935) en particulier, ont bien décrit chez les Mollusques hermaphrodites du genre *Valvata* un corps chromatofide qui pourrait être tenu comme jouant un rôle dans le déterminisme du sexe, mais ARTOM lui-même ne l'affirme pas et, par ailleurs, VITAGLIANO et BACCI (1951) ont fait justice des observations antérieures de ZARNIK (1911, 1914), lequel faisait état de la présence d'un hétérochromosome chez les Gastéropodes hermaphrodites.

Il faut donc nécessairement faire appel à un déterminisme d'ordre plus particulièrement génétique et, à cet égard, on sait que les théories se concrétisent avec les travaux de GOLDSCHMIDT (1931) et de BALTZER (1937). Il faut y ajouter ceux plus récents de MONTALENTI (1950) et de MONTALENTI et BACCI (1951).

Pour GOLDSCHMIDT, la gonade, au début de son développement, est soumise à l'influence prépondérante d'un des deux groupes de facteurs, masculinisants ou féminisants, puis la dominance devient le privilège du groupe de facteurs directement opposés. Le passage d'une dominance à l'autre coïncide avec le virage de la gonade. Mais SEILER (1948) a montré que l'interprétation de GOLDSCHMIDT pouvait s'avérer insuffisante et cet auteur pense que, parfois, les facteurs génétiques doivent se faire équilibre dès le début du développement des glandes génitales. SEILER reprend donc à son compte la conception de BALTZER suivant laquelle on peut admettre que le sexe serait en définitive orienté par d'autres facteurs que les gènes sexuels, ou, tout au moins, que l'action de ceux-ci peut être soumise à l'influence du soma environnant ou du conditionnement externe (BACCI, 1953). On sait, par exemple, le rôle important que jouent dans l'orientation du sexe les cellules nourricières dans les glandes génitales des Mollusques hermaphrodites (ANCEL, 1903 ; MERTON, 1930 ; RICHTER, 1935 ; SAKSENA, 1950 ; VITAGLIANO, 1950 ; AUBRY, 1954).

Enfin, à propos des hermaphrodites équilibrés, BACCI (1951, b) émet l'interprétation suivante : « L'ermafroditismo ci appare dunque... come rappresentato da condizioni genetiche fra loro diverse che hanno in comune la possibilità di realizzare fra i fattori sessuallizzanti maschili e quelli femminili uno stato di equilibrio tale da consentire in tutti gli individui. »

Dans quelle mesure un déterminisme génétique peut-il intervenir dans l'orientation de la gamétogenèse chez les hermaphrodites de *Caenorhabditis elegans* ?

On sait que chez cet animal l'orientation s'effectue à la sortie de la zone de multiplication. Il faut donc admettre à ce niveau l'existence d'un seuil qui définit le virage. L'orientation des gonocytes dépendrait donc de l'état qu'ils ont atteint au début de la méiose, c'est-à-dire qu'elle dépend de la loi propre à la zone de multiplication. Dans ces conditions, on est amené à penser que les caractères génétiques agissent avant tout sur la loi qui définit l'évolution du germigène. Dans les gonades gono-

choriques, cette loi est telle que le seuil de renversement n'est jamais franchi ; dans les ovotestis, à partir d'un certain moment le seuil est dépassé et l'orientation de la gamétogenèse est inversée.

Le seuil coïncide, dans les ovotestis, avec la crise de croissance des gonies ; celle-ci n'apparaît jamais dans les gonades gonochoriques. La réduction de taille des gonies qui fournissent les ovocytes est consécutive à une accélération du rythme des mitoses ; il y a donc un rapport entre l'activité mitotique goniale et l'orientation spermato- ou ovogénétique. L'orientation des gamètes dépend par conséquent, avant tout, des dynamismes propres aux gonies qui leur ont donné naissance. Le plus habituellement, les caractères génétiques modifient ces dynamismes au niveau du seuil critique et le virage se réalise.

La meilleure preuve que l'on puisse apporter à cette interprétation est que, si ces dynamismes viennent à être perturbés — comme cela s'observe dans un ovotestis où le nombre des gonies est prodigieusement et anormalement élevé —, il en résulte à la fois un désordre dans la distribution des gonocytes et dans l'orientation de la gamétogenèse.

On ne peut évidemment pas nier totalement une influence possible des tissus environnants, mais le fait qu'un des deux ovotestis seul puisse se comporter différemment de son opposé montre que cette influence doit être minime, comme doit l'être celle du milieu externe. A cet égard, *Caenorhabditis elegans* étant un hermaphrodite équilibré, on peut aussi s'appuyer sur l'opinion de BACCI (1951, *b*) qui écrit : « Il fatto stesso che, negli ermafroditi bilanciati, la inversione sessuale avviene ad un epoca fissa per tutti gli individui delle varie specie è del resto la migliore dimostrazione che la influenza dei fattori ambientali è assai scarsa su questi processi. »

En bref, chez *Caenorhabditis elegans*, c'est à l'ébauche génitale elle-même, très homogène dans son origine et sa constitution embryogénique, qu'il faut attribuer le rôle déterminant dans l'orientation de la gamétogenèse.

On se trouve ainsi conduit à formuler la même conclusion que celle à laquelle aboutissait déjà MAUPAS, en 1900, quand il écrivait : « *C'est dans l'ovaire même, avant tout développement ultérieur, que se trouve fixé le sexe futur de ses produits.* »

Cette interprétation cadre d'ailleurs très bien avec ce que nous savons de l'embryogenèse des Nématodes. Ce n'est certainement pas un hasard que cette spécialisation précoce des cellules germinales chez

ces animaux. On sait en effet que leurs œufs se développent avec un faible pouvoir de régulation suivant un mode que l'on qualifie encore parfois de « développement en mosaïque ». L'interdépendance régionale ne peut donc avoir que des effets très atténués chez un Nématode, du fait que les diverses parties du germe ont acquis très tôt une grande indépendance relative.

Ce travail montre que les deux catégories de développement, à régulation, et sans régulation, se trouvent au niveau de l'orientation de la gamétogenèse, comme elles peuvent s'observer à des stades plus ou moins évolués de l'embryogenèse.

En définitive, on voit que l'usage de méthodes biométriques a permis d'aboutir à bon nombre de résultats.

En particulier, elles ont conduit à discerner les deux directions possibles de la gamétogenèse en faisant apparaître des allométries différentes. Mais celles-ci ne sont peut-être pas particulières aux Nématodes et il serait intéressant de vérifier le bien-fondé de cette hypothèse. Ainsi ces méthodes de recherche pourraient être appliquées à certaines gonades dont on sait qu'elles peuvent évoluer de façons différentes suivant les conditions ; on songe, par exemple, aux glandes génitales des individus appartenant aux races indifférenciées des Batraciens, à l'organe de Bidder du Crapaud mâle, à l'ovaire infonctionnel des Oiseaux...

L'intérêt de ce travail serait ainsi considérablement accru.

RÉSUMÉ.

Les Nématodes libres, en particulier les Rhabditides, sont favorables à l'étude des processus de la gamétogenèse. En effet, ces animaux présentent, d'une espèce à l'autre, une grande diversité dans les formes de leur reproduction. En outre, leurs glandes génitales ont une structure des plus simples : on peut donc y étudier commodément les principaux types d'évolution des lignées germinales. C'est pourquoi une préférence peut être accordée à ce matériel pour aborder certains problèmes concernant la Sexualité.

L'un d'entre eux s'attache au changement d'orientation du sexe des gonocytes dans une gonade hermaphrodite. Un tel type de glande sexuelle peut être trouvé sans difficultés chez les *Rhabditis* et la première nécessité qui s'impose est de rechercher la localisation de la crise au

cours de laquelle s'effectue le virage de la gonade. On pourra ensuite essayer d'en déterminer les causes. Ce sont ces objectifs que ce travail s'est proposé d'atteindre.

Il s'avérerait nécessaire d'étudier le comportement des cellules germinales des deux lignées au cours de la genèse des glandes hermaphrodites. Cette recherche a été conduite sur une espèce protandrique : *Caenorhabditis elegans*.

Ce comportement peut être analysé en étudiant la croissance des cellules germinales et leur distribution, les différents stades nucléaires qui apparaissent au cours de l'évolution des cellules servant de points de repère. En outre, la forme tubulaire et la disposition des glandes génitales permettent une exploration complète de ces organes sur coupes transversales sériées. Les gonades sont, en effet, pratiquement parallèles à l'axe médian du corps.

En analysant systématiquement ces coupes, confectionnées avec des animaux d'âge croissant — depuis le stade larvaire où l'appareil génital est à l'état d'ébauche jusqu'à la maturité sexuelle — on peut reconstituer à l'aide de données biométriques statiques toute une série de phénomènes essentiellement dynamiques.

Une étude limitée à une espèce hermaphrodite serait trop restrictive. Certaines comparaisons sont absolument nécessaires ; elles ont été effectuées en utilisant une espèce gonochorique : *Rhabditis maupasi*.

Enfin, on ne peut étudier l'évolution des cellules germinales qu'après avoir de multiples informations sur le développement et la croissance des gonades. Les nécessités de mon travail m'ont donc conduit à préciser ces phénomènes encore mal connus chez les Nématodes.

Résultats :

1) L'étude du développement des gonades dans les deux espèces montre que les ovotestis des hermaphrodites ont un développement très voisin de celui des ovaires chez les femelles de l'espèce gonochorique. On peut donc assimiler les ovotestis à des « ovaires » dans lesquels, pendant un certain temps de la vie postembryonnaire, certaines cellules germinales s'orientent vers le sexe mâle.

2) Dans l'une et l'autre espèce, quel que soit le sexe des gonades, celles-ci croissent plus vite que le corps tout entier. En outre, chez les femelles et les hermaphrodites où les glandes génitales sont paires, la croissance de ces organes est synchrone.

3) La croissance synchrone ne s'accompagne pas nécessairement d'un fonctionnement synchrone au sein même des gonades. Le plus souvent la distribution des cellules germinales s'effectue de manière identique dans chacun des ovaires et des ovotestis, chez un même animal. Mais cette distribution peut être perturbée dans l'une des deux glandes génitales seulement. C'est en particulier ce qui a été observé dans un ovotestis anormal. On peut donc admettre que les facteurs qui régissent la croissance ne sont pas absolument identiques à ceux qui règlent la gamétogenèse. L'influence de ces derniers dans une interaction éventuelle peut devenir fortement prépondérante.

Cette manière de voir est confirmée par la mise en évidence de dynamismes régionaux dont les gonades sont le siège, quel que soit le sexe, au cours de leur genèse. Ces dynamismes permettent la réalisation progressive de la structure des gonades adultes, structure dont une idée très précise est fournie par la distribution des stades nucléaires.

4) L'étude de la croissance des cellules germinales dans les ovotestis en voie de développement permet de localiser le virage de ces organes. Celui-ci se manifeste chez des animaux qui sont encore à l'état larvaire et dont l'âge atteint au maximum quatre jours. Ce virage s'accompagne d'une crise qui apparaît dans le germigène ; cette crise se traduit par une réduction des dimensions des gonies qui s'orienteront vers le sexe femelle. Cette réduction de taille est consécutive à une accélération du rythme des mitoses dans les cellules encore indifférenciées. Toutes les cellules qui échappent à cette crise fournissent, en définitive, les gamètes mâles.

5) Les facteurs qui participent au déterminisme de l'orientation du sexe des gonocytes sont fortement localisés dans l'ébauche génitale elle-même. Les gènes agiraient de telle manière qu'à partir d'un certain seuil coïncidant avec la crise de croissance, ils modifient brusquement la loi de la zone de multiplication et entraînent le renversement du sexe.

6) *Caenorhabditis elegans* est un hermaphrodite équilibré ; le virage des ovotestis apparaît toujours au même âge chez tous les individus d'une même population.

7) Enfin, chez les Nématodes hermaphrodites protandriques, il est vraisemblable que, le plus souvent, les deux phases de la gamétogenèse obéissent aux mêmes modalités que celles qui régissent ces phénomènes

chez *Caenorhabditis elegans*. La spermatogenèse se déclenche avec une certaine avance horaire qu'elle conserve ensuite sur l'ovogenèse ; ainsi, le plus généralement, les premiers œufs mûrissent en même temps que les derniers spermatozoïdes et l'autofécondation se réalise.

BIBLIOGRAPHIE

1903. ANCEL (P.). — Histogenèse et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. *Arch. Biol.*, **19**, 380-652.
1946. — Le déterminisme du sexe phénotypique et le mécanisme réalisateur de l'intersexualité génétique. *Rev. Sci.*, **84**, 214-219.
1935. ARTOM (C.). — Gli elementi germinativi nella ghiandola ermafrodita nei Molluschi prosobranchi del genere *Valvata*. *Arch. zool. ital.*, **21**, 30 p.
1954. AUBRY (R.). — La lignée mâle dans la glande hermaphrodite de *Limnaea stagnalis* adulte. *C. R. Soc. Biol.*, **148**, n° 21-22, 1856-1858.
1949. BACCI (G.). — Ricerche su *Asterina gibbosa* (Penn.). II. L'ermafroditismo di una popolazione di Plymouth. *Arch. zool. ital.*, **34**, 49-74.
1950. — Alcuni problemi dell'ermafroditismo negli Invertebrati. *Boll. Zool.* (Suppl. vol. **17**), 195-212.
- 1951 a. — L'ermafroditismo di *Calyptrea chinensis* e di altri Calyptraeidae. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **23**, 66-90.
- 1951 b. — Ermafroditismo e intersessualità nei Gastropodi e Lamellibranchi. *Attual. Zool.*, **7**, 57-151 (Suppl. *Arch. zool. ital.*).
1953. — Fattori genetici ed ambientali nel differenziamento sessuale dei Molluschi ermafroditi. *Convegno di genetica* (Suppl. à *La Ricerca Scientifica.*, **23**, 19-30).
1951. BACCI (G.) et PELLEGRINI (O.). — Successione delle fasi sessuali in una popolazione di *Calyptrea chinensis*. *Sc. Genet.*, **4**, 22-29.
1937. BALTZER (F.). — Analyse des Goldschmidtschen Zeitgesetzes der Intersexualität auf Grund eines Vergleiches der Entwicklung der *Bonellia* und *Lymantria* Intersexe. Zeitlich gestaffelte Wirkung der Geschlechtsfaktoren (Zeitgesetz) oder Gleichzeitigkeit (Gen-Gleichgewicht). *Arch. Entwickl.*, **136**, 1-43.
1925. BRIDGES (C. B.). — Sex in relation to chromosomes and genes. *Amer. Nat.*, **59**, 127-154.
1912. BURESCH (J.). — Untersuchungen über die Zwitterdrüsen der Pulmonaten. *Arch. Zellforsch.*, **7**, 314-343.
1873. BÜTSCHLI (O.). — Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. *Nova Acta Acad. Nat. Curios.*, **36** (5), 124 p.
1950. CHITWOOD (B. G.), CHITWOOD (M. B.) et coll. — An introduction to Nematology. Section I. Anatomy. *Monumental Printing Company*, Baltimore, 213 p.
1945. COE (W. R.). — Development of the reproductive system and variations in sexuality in *Pecten* and other pelecypod Mollusks. *Trans. Connecticut Acad. Sci.*, **36**, 673-700.

1955. COLOMBO (G.). — L'oogenesi negli Ortotteri. II. Ricerche sull'accrescimento degli oociti di *Anacridium aegyptium* L. *Arch. zool. ital.*, **40**, 235-263.
1948. DE LARAMBERGUE (M.). — Hermaphroditisme et différenciation sexuelle chez les Gastropodes. *C. R. XIII^e Congrès int. Zool.*, Paris, 1949, pp. 171-173.
1952. DELAVAUT (R.). — Étude cytologique des acides nucléiques chez un Nématode libre (*Rhabditis elegans* Maupas 1900). *Arch. Anat. micr.*, **41**, n° 1, 41-68.
1956. DIAS (D.). — Orienting and embedding small objects in paraffin. *Stain Technol.*, **31**, n° 2, 77-80.
1934. DOBZHANSKY (T.) et SCHULTZ (J.). — The distribution of sex factors in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.*, **28**, 349-386.
1920. DRAGOIU (J.) et FAURÉ-FREMIET (E.). — Sur une anomalie du développement de l'ovaire chez l'*Ascaris megalocephala*. *C. R. Soc. Biol.*, **83**, 123-125.
1913. FAURÉ-FREMIET (E.). — Le cycle germinatif chez l'*Ascaris megalocephala*. *Arch. Anat. micr.*, **15**, 435-736.
1947. FISHER (R. A.). — Les méthodes statistiques adaptées à la recherche scientifique. Presses Univ. France, Paris, 324 p.
1935. FURROW (C. L.). — Development of the hermaphrodite genital organs of *Valvata tricarinata*. *Z. Zellforsch.*, **22**, 282-304.
1936. — Sex conditions in a Japanese *Valvata*. *Trans. Illinois Acad. Sci.*, **28**, 253-254.
1951. GLIMSTEDT (G.) et HAKANSSON (R.). — Measurement of thickness in various parts of histological sections. *Nature*, **167**, n° 4245, 397-398.
1931. GOLDSCHMIDT (R.). — Die Sexuellen Zwischenstufen. Berlin, 528 p.
1948. GRAF (W.). The microtome as an error-producing factor in quantitative histological investigations. *Acta Anat.*, **6**, n° 1-2, 141-144.
1956. HARTMANN (M.). — Die Sexualität. Jena, Fischer, éd., 451 p. (2^e éd.).
1922. HERTWIG (P.). — Beobachtungen über die Fortpflanzungsweise und die systematische Einteilung der Regenwurm Nematoden. *Z. wiss. Zool.*, **119**, 539-558.
1925. HONDA (H.). — Experimental and cytological studies on bisexual and hermaphrodite free-living Nematodes. *J. Morph.*, **40**, 191-233.
1939. HSIAO (S. C. T.). — The reproduction of *Limacina retroversa*. *Biol. Bull.*, **76**, 280-301.
1913. JOHNSON (G. E.). — On the Nematodes of the common earthworm. *Quart. J. micr. Sci.*, **58**, 605-652.
1945. JOLY (P.). — La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dytiscides. *Arch. Zool. exp. gén.*, 164 p.
1948. LAMOTTE (M.). — Introduction à la Biologie quantitative. Paris, Masson éd., 369 p.
1923. LE BRETON (E.) et SCHAEFFER (G.). — Variations biochimiques du rapport nucléoplasmatique au cours du développement embryonnaire. Paris, Masson éd., 196 p.
1950. LEGRAND (J. J.). — Étapes de la croissance chez l'hermaphrodite protandrique *Anilocra physodes* L. *C. R. Acad. Sci.*, **231**, 668-670.
1948. LEGRAND (J. J.) et VANDEL (A.). — Le développement postembryonnaire

- de la gonade chez les Isopodes normaux et intersexués. — I. Évolution morphologique de la gonade. *Bull. Biol.*, **82**, 79-94.
1865. a. LEUCKART (K. G.). — Helminthologische experimentaluntersuchungen. Vierte Reihe. *Nachr. Ges. Wiss.*, **8**, 219-232.
- 1865 b. — Zur Entwicklungsgeschichte des *Ascaris nigrovenosa*. *Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med.*, pp. 641-658.
1887. — Neue Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. *Abh. Math. Phys. Cl. K. Ges. Wiss.*, **13**, 565-704.
1938. MARZA (V. D.). — Histophysiologie de l'ovogenèse. Paris, Hermann éd., 81 p.
1899. MAUPAS (E.). — La mue et l'enkystement chez les Nématodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 3^e série, **7**, 563-628.
1900. — Modes et formes de reproduction des Nématodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 3^e série, **8**, 462-624.
1865. MECHNIKOV (I. I.). — Ueber die Entwicklung von *Ascaris nigrovenosa*. *Arch. Anat. Physiol. Wiss. Med.*, pp. 409-420.
1930. MERTON (H.). — Die Wanderungen der Geschlechtszellen in der Zwitterdrüse von *Planorbis*. *Z. Zellforsch.*, **10**, 527-551.
1922. MICOLETZKY (H.). — Die freilebenden Erdnematoden. *Arch. Naturg.*, **87 A**, 1-649.
1950. MONTALENTI (G.). — I problemi biologici della sessualità. Evoluzione della sessualità. *Accad. Naz. Lincei.*, **22**, 80-103.
1951. MONTALENTI (G.) et BACCI (G.). — Osservazioni e ipotesi sulla determinazione del sesso negli ermafroditi. *Sc. Genet.*, **4**, fasc. 1-2, 5-12.
1947. MORICE (E.), TISSERAND (M.) et REBOUL (J.). — Méthodes statistiques en Médecine et en Biologie. Paris, Masson éd., 177 p.
1949. MORICE (E.) et CHARTIER (F.). — Analyse statistique. Tomes I et II. École d'application de l'Institut national de la Statistique et des Études économiques (Année 1949-1950).
1955. MULVEY (R. H.). — Oogenesis in several free-living and plant-parasitic Nematodes. *Canad. J. Zool.*, **33**, n° 4, 295-310.
1949. NIGON (V.). — Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques Nématodes libres. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11^e série, 132 p.
1955. NIGON (V.) et BRUN (J.). — L'évolution des structures nucléaires dans l'ovogenèse de *Caenorhabditis elegans* Maupas 1900. *Chromosoma.*, **7**, 129-169.
1937. ORTLEPP (R. J.). — Observations on the morphology and life-history of *Gaigeria pachyscelis* Raill and Henry 1910. *Onderstepoort. J. Vet. Sci. An. Ind.*, **8**, 183-212.
1952. OSCHKE (G.). — Systematik und Phylogenie der Gattung *Rhabditis* (Nematoda). *Zool. Jb.*, **81**, fasc. 3, 190-280.
1928. PAÏ (S.). — Die Phasen des Lebenszyklus der *Anguillula aceti*. Ehrbg. und ihre experimentell morphologische Beeinflussung. *Z. Wiss. Zool.*, **131**, 293-344.
1948. PASTEELS (J.). — Recherches sur le cycle germinal chez l'*Ascaris*. *Arch. Biol.*, **59**, 405-446.
1949. PELLEGRINI (O.). — Ermafroditismo proterandrico in *Calyptraea chinensis* L. (Gastr. Prosobr.). *Boll. Zool.*, **16**, n° 1-3, 49-59.

1910. POTTS (E. A.). — Notes on the free-living Nematodes — I. The hermaphrodite species. *Quart. J. micr. Sci.*, **55**, 433-484.
1941. PYNCHON (R. D.). — On the biology and relationships of the Lamellibranch *Xylophaga dorsalis*. *J. Mar. Biol. Assoc.*, **25**, 1-39.
1928. REITER (M.). — Zur Systematik und Ökologie der zweigeschlechtlichen Rhabditiden. *Arb. Zool. Inst. Univ. Innsbr.*, **3**, fasc. 4, 93-183.
1935. RICHTER (E.). — Der Bau der Zwitterdrüsen und der Entstehung der Geschlechtszellen bei *Agriolimax agrestis*. *Jenø. Z. Naturwiss.*, **69**, 507-544.
1950. SAKSENA (S. P.). — Studies on sex in *Ostrea edulis* from the Bay of Naples. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **22**, 327-338.
1939. SCHNEIDER (W.). — Die Tierwelt Deutschlands (Freilebende und pflanzenparasitische Nematoden), **36**, II, 260 p. Fischer éd. Jena.
1948. SEILER (J.). — L'intersexualité chez les Lépidoptères. *C. R. XIII^e Congr. int. Zool.*, Paris, pp. 155-161.
1918. SEURAT (L. G.). — Sur la morphologie de l'appareil génital femelle des Nématodes. *C. R. Soc. Biol.*, **81**, 577-581.
1920. — Histoire naturelle des Nématodes de la Berbérie — 1^{re} Partie : Morphologie, développement, éthologie et affinité des Nématodes. Alger, 221 p.
1934. TEISSIER (G.). — Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. Paris, Hermann éd., 38 p.
1950. VITAGLIANO (G.). — Osservazioni sul comportamento delle cellule follicolari nella gametogenesi di *Cavolinia tridentata*. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, **22**, 367-377.
1951. VITAGLIANO (G.) et BACCI (G.). — Osservazioni sulla spermatogenesi degli Pteropodi. *Sc. Genet.*, **4**, 30-35.
1925. VOGEL (R.). — Zur Kenntniss der Fortpflanzung, Eireifung, Befruchtung und Furchung von *Oxyuris obvelata* Bremser. *Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool.*, **42**, 243-271.
1951. VÖLK (J.). — Die Nematoden der Regenwürmer und aasbesuchenden Käfer. *Zool. Jahrb., Syst.*, **79**, n^o 1-2, 1-70.
1953. WESSING (A.). — Histologische Studien zu den Problemen der Zellkonstanz. Untersuchungen an *Rhabditis anomala* P. Hertwig. *Zool. Jahrb., Anat.*, **73**, 69-102.
1911. ZARNIK (B.). — Ueber den Chromosomencyklus bei Pteropoden. *Verhandl. deutsch. Zool. Ges.*, pp. 205-219.
1914. — Ueber die Diminution des Chromatins in Ei von *Creseis*. *Comm. IX^e Congr. int. Zool.* Monaco.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTE

L'Autofécondation chez les Métazoaires.

Vu et approuvé :

Paris, le 19 Juin 1957.

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
J. PÉRÈS

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
JEAN SARRAILH

